COLECCIÓN **DIVULGACIÓN**

Invasiones biológicas

MONTSERRAT VILÀ
FERNANDO VALLADARES
ANNA TRAVESET
LUIS SANTAMARÍA
PILAR CASTRO
(COORDINADORES)

CSIC
CONSEJO SUPERIOR DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Invasiones biológicas

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

COLECCIÓN**DIVULGACIÓN**

Invasiones biológicas

Coordinado por:

Montserrat Vilà
Fernando Valladares
Anna Traveset
Luis Santamaría
Pilar Castro

CSIC
CONSEJO SUPERIOR DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

Madrid, 2008

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Con la COLECCIÓN DIVULGACIÓN, el CSIC cumple uno de sus principales objetivos: proveer de materiales rigurosos y divulgativos a un amplio sector de la sociedad. Los temas que forman la colección responden a la demanda de información de los ciudadanos sobre los temas que más les afectan: salud, medio ambiente, transformaciones tecnológicas y sociales… La colección está elaborada en un lenguaje asequible, y cada volumen está coordinado por destacados especialistas de las materias abordadas.

COMITÉ EDITORIAL

Pilar Tigeras Sánchez, directora
Susana Asensio Llamas, secretaria
Miguel Ángel Puig-Samper Mulero
Alfonso Navas Sánchez
Gonzalo Nieto Feliner
Javier Martínez de Salazar
Jaime Pérez del Val
Rafael Martínez Cáceres
Carmen Guerrero Martínez

Catálogo general de publicaciones oficiales
http://www.060.es

creative commons

Los contenidos de este libro pueden ser reproducidos en todo o en parte, siempre y cuando se cite la fuente y se haga con fines académicos y no comerciales

© CSIC, 2008
© M. Vilà, F. Valladares, A. Traveset, L. Santamaría, P. Castro (coord.), J.L. Alcaide, A. Alonso, J. Andreu, D. Aragonés, G. Ayensa, E. Ballesteros, I. Bartomeus, R. Binimelis, J. Bustamante, J.A. Campos, L. Caño, M. Carrete, P. Castro, S. Castro, X. Cerdá, M. Costa, E. Dana, M. Delibes, R. Díaz-Delgado, C. Díaz-Paniagua, E. García-Berthou, N. Gassó, Ó. Godoy, A.J. Green, M. Herrera, J. Hidalgo, J. Martínez-Alier, E. Marchante, H. Marchante, J.A. Mateo, C. Morales, A. Munnè, L. Navarro, B. Nebot, M. Nogales, F. Ortega, B. Padrón, N. Pérez, J. Pericàs, J. Pino, B. Rodríguez-Labajos, J.L. Rodríguez-Luengo, C. Samarín, L. Santamaría, X. Sans, M. Sanz-Elorza, D. Sol, J.L. Tella, A. Traveset, F. Valladares, M. Vilà, S. Vivas, 2008

ISBN: 978-84-00-08663-3
NIPO: 653-08-074-1
Depósito legal: M-26.779-2008

Edición a cargo de Cyan, Proyectos y Producciones Editoriales, S.A.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Índice

Autores 11
Agradecimientos 15

Presentación 17
Montserrat Vilà, Fernando Valladares, Anna Traveset, Luis Santamaría y Pilar Castro

1. ¿Qué son las invasiones biológicas? 21
Montserrat Vilà, Pilar Castro y Emili García-Berthou

2. Múltiples orígenes y vías de introducción de las especies invasoras 29
Emili García-Berthou, Enric Ballesteros y Mario Sanz-Elorza

3. Regiones y hábitats más invadidos 41
Joan Pino, Núria Gassó, Montserrat Vilà y Daniel Sol

4. Características de las plantas invasoras 53
Óscar Godoy, Fernando Valladares, Pilar Castro y Margarita Costa

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

5. ¿Existen los buenos invasores? El problema de los animales para sobrevivir en nuevos ambientes 65
Daniel Sol

6. Los mutualismos facilitan las invasiones y las invasoras impactan sobre los mutualismos nativos 77
Anna Traveset, Carolina Morales, Manuel Nogales, Benigno Padrón e Ignasi Bartomeus

7. La ausencia de enemigos naturales favorece las invasiones biológicas 91
Luis Santamaría, Juanjo Pericàs, Martina Carrete y José Luis Tella

8. Las especies invasoras reducen la diversidad de especies nativas y su integridad genética 103
Xavier Sans, Lidia Caño y Andy J. Green

9. Las especies invasoras modifican las propiedades de los ecosistemas 117
Pilar Castro, Álvaro Alonso, Luis Santamaría y Óscar Godoy

10. Gestión del control de las especies exóticas invasoras 129
Elías Dana y Juan Luis Rodríguez-Luengo

CASOS DE ESTUDIO

Caso 1. Tratamiento informativo de las invasiones biológicas . . . 143
José Luis Alcaide

Caso 2. La precisión taxonómica en la identificación de organismos invasores. El caso de *Trachemys scripta elegans* y otros galápagos exóticos 147
Carmen Díaz-Paniagua, Natividad Pérez y Judith Hidalgo

Caso 3. Reciente pero rápida invasión del mejillón cebra en los ríos españoles 151
Beatriz Rodríguez-Labajos, Rosa Binimelis, Joan Martínez-Alier y Antoni Munnè

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Caso 4. La rápida expansión de algas del género *Caulerpa* por el litoral mediterráneo 155
Enric Ballesteros

Caso 5. La teledetección como herramienta en la cartografía de especies invasoras: *Azolla filiculoides* en Doñana 159
Ricardo Díaz-Delgado, Javier Bustamante y David Aragonés

Caso 6. El carrizo de la pampa en la cornisa cantábrica 165
Juan Antonio Campos y Mercedes Herrera

Caso 7. Rasgos comunes de las mimosas de origen australiano que invaden la Península Ibérica 171
Hélia Marchante y Elizabete Marchante

Caso 8. Reproducción asexual como escape a problemas reproductivos sexuales: el caso de *Oxalis pes-caprae* 175
Luis Navarro, Silvia Castro y Garbiñe Ayensa

Caso 9. La hormiga argentina: una invasora implacable 179
Xim Cerdà

Caso 10. Erradicación del cangrejo señal en Andalucía 183
Soledad Vivas, Borja Nebot y Fernando Ortega

Caso 11. El picudo rojo de las palmeras en Canarias 187
Carlos Samarín

Caso 12. Pitas y chumberas: un caso espinoso 191
Montserrat Vilà

Caso 13. El reto de la gestión del arrui en La Palma (islas Canarias) 195
Juan Luis Rodríguez-Luengo

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Caso 14. Los gatos y los programas de recuperación de los lagartos gigantes canarios (*Gallotia* sps) 199
José Antonio Mateo

Caso 15. Cuestión de piel: el caso del visón americano 203
Miguel Delibes

Caso 16. Coste de la eliminación de plantas invasoras en España 207
Jara Andreu y Montserrat Vilà

Enlaces recomendados sobre invasiones biológicas 211

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Autores

Alcaide, José Luis
Universidad de Sevilla

Alonso, Álvaro
Aquatic Ecology and Water Quality Management Group
Universidad de Wageningen

Andreu, Jara
Centro de Investigación Ecológica y Aplicaciones Forestales (CREAF)

Aragonés, David
Estación Biológica de Doñana, CSIC

Ayensa, Garbiñe
Departamento de Biología Vegetal y Ciencias del Suelo
Universidad de Vigo

Ballesteros, Enric
Centro de Estudios Avanzados de Blanes, CSIC

Bartomeus, Ignasi
Centro de Investigación Ecológica y Aplicaciones Forestales (CREAF)

Binimelis, Rosa
Instituto de Ciencia y Tecnología Ambientales
Universidad Autónoma de Barcelona

Bustamante, Javier
Estación Biológica de Doñana, CSIC

Campos, Juan Antonio
Departamento de Biología Vegetal y Ecología
Universidad del País Vasco

Caño, Lidia
Departamento de Biología Vegetal
Universitat de Barcelona

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Carrete, Martina
Estación Biológica de Doñana, CSIC

Castro, Pilar
Departamento de Ecología
Universidad de Alcalá

Castro, Silvia
Departamento de Biología Vegetal
y Ciencias del Suelo
Universidad de Vigo

Cerdá, Xim
Estación Biológica de Doñana, CSIC

Costa, Margarita
Departamento de Biología Vegetal 1
Universidad Complutense de Madrid

Dana, Elías
EGMASA (Consejería de Medio Ambiente,
Junta de Andalucía)

Delibes, Miguel
Estación Biológica de Doñana, CSIC

Díaz-Delgado, Ricardo
Estación Biológica de Doñana, CSIC

Díaz-Paniagua, Carmen
Estación Biológica de Doñana, CSIC

García-Berthou, Emili
Instituto de Ecología Acuática
Universidad de Girona

Gassó, Núria
Centro de Investigación Ecológica y
Aplicaciones Forestales (CREAF)

Godoy, Óscar
Instituto de Recursos Naturales
Centro de Ciencias Medioambientales, CSIC

Green, Andy J.
Estación Biológica de Doñana, CSIC

Herrera, Mercedes
Departamento de Biología Vegetal
y Ecología
Universidad del País Vasco

Hidalgo, Judith
Estación Biológica de Doñana, CSIC

Marchante, Elizabete
Departamento de Botânica
Universidade de Coimbra

Marchante, Hélia
Centro de Estudos de Recursos Naturais,
Ambiente e Sociedade (CERNAS).
Escola Superior Agrária de Coimbra

Martínez-Alier, Joan
Departamento de Economía e Historia
Económica
Universidad Autónoma de Barcelona

Mateo, José Antonio
Centro de Recuperación del Lagarto
Gigante de La Gomera

Morales, Carolina
Laboratorio Ecotono
Universidad Nacional del Comahue

Munnè, Antoni
Instituto de Ciencia y Tecnología
Ambientales
Universidad Autónoma de Barcelona

Navarro, Luis
Departamento de Biología Vegetal
y Ciencias del Suelo
Universidad de Vigo

Nebot, Borja
Delegación Provincial de la Consejería
de Medio Ambiente de Granada

Nogales, Manuel
Instituto de Productos Naturales
y Agrobiología, CSIC

Ortega, Fernando
Jefe del Servicio de Conservación de Flora
y Fauna. D.G. Gestión del Medio Natural
(Consejería de Medio Ambiente,
Junta de Andalucía)

Padrón, Benigno
Instituto Mediterráneo de Estudios
Avanzados, CSIC-UIB

Pérez, Natividad
Estación Biológica de Doñana, CSIC

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Pericàs, Juanjo
Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados, CSIC-UIB

Pino, Joan
Centro de Investigación Ecológica y Aplicaciones Forestales (CREAF)
Universidad Autónoma de Barcelona

Rodríguez-Labajos, Beatriz
Departamento de Economía e Historia Económica
Universidad Autónoma de Barcelona

Rodríguez-Luengo, Juan Luis
Servicio de Biodiversidad
Dirección General del Medio Natural del Gobierno de Canarias

Samarín, Carlos
Centro de Planificación Ambiental (CEPLAM)
Viceconsejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial del Gobierno de Canarias

Sans, Xavier
Departamento de Biología Vegetal
Universidad de Barcelona

Santamaría, Luis
Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados, CSIC-UIB

Sanz-Elorza, Mario
Gerencia Territorial del Catastro de Segovia

Sol, Daniel
Centro de Investigación Ecológica y Aplicaciones Forestales (CREAF)

Tella, José Luis
Estación Biológica de Doñana, CSIC

Traveset, Anna
Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados, CSIC-UIB

Valladares, Fernando
Instituto de Recursos Naturales
Centro de Ciencias Medioambientales, CSIC

Vilà, Montserrat
Estación Biológica de Doñana, CSIC

Vivas, Soledad
EGMASA (Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía)

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Agradecimientos

Este libro ha sido posible gracias a la colaboración de muchas personas y a la combinación de financiaciones procedentes de diversos proyectos de investigación. Entre estos últimos merecen especial mención el proyecto coordinado RINVE (Determinantes biológicos del riesgo de invasiones vegetales, Plan Nacional de Investigación del Ministerio de Educación y Ciencia), que incluía los proyectos RASINV (CGL2004-04884-C02-02/BOS) y DINVERPA (CGL2004-04884-C02-01/BOS), y los proyectos europeos ALARM (Assessing LArge scale environmental Risks for biodiversity with tested Methods; GOCE-CT-2003-506675; http://www.alarmproject.net), DAISIE (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe; http://www.europe-aliens.org/) y EPIDEMIE (Exotic Plant Invasions: Deleterious Effects on Mediterranean Island Ecosystems; http://www.ceh.ac.uk/epidemie), y el contrato 060401070010 de la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía a través de EGMASA. Agradecemos la colaboración de A. Montero en las tareas editoriales.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Presentación

Premeditado o involuntario, el transporte e introducción de especies biológicas fuera de su área nativa es tan antiguo como la propia humanidad. Ratas y malas hierbas han acompañado a la especie humana junto a los animales domésticos y cultivos en todas sus rutas migratorias. Sin embargo, el rápido aumento en el tránsito de personas y mercancías ligado a la creciente globalización ha multiplicado tanto la escala espacial de las introducciones, como el número de organismos y especies que se transportan de una región a otra. Estos dos rasgos (gran escala espacial y aceleradas tasas de cambio) son comunes a todos los procesos que forman parte del llamado "cambio global": conjunto de cambios ecológicos que están ocurriendo a escala planetaria que han sido inducidos, por el hombre. De hecho, el intercambio biótico está considerado, junto con el cambio climático y los cambios de uso del terreno, como uno de los principales motores de alteración global de los ecosistemas y pérdida de los bienes y servicios que obtenemos de éstos.

El mencionado proceso de globalización, que nos lleva a un mundo sin apenas distancias ni fronteras, conlleva un trasvase activo y creciente de todo tipo de organismos de un lugar a otro de la Tierra. Con los diversos medios de transporte y las nuevas tecnologías, los seres humanos somos capaces de borrar las fronteras naturales que han impedido durante miles o millones de años que las especies puedan desplazarse entre áreas separadas por montañas, océanos o grandes ríos. En esta nueva era, que empieza a conocerse como "Antropoceno" por el desmesurado impacto de las actividades humanas en el funcionamiento de la Tierra, la distribución de muchas especies está siendo modificada radicalmente.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Esta modificación no dejaría de ser una mera anécdota si no fuera porque muchas de estas especies exóticas tienen la capacidad de alterar seriamente el funcionamiento de los ecosistemas, tanto naturales como humanizados.

Los organismos evolucionan en regiones concretas y en ecosistemas determinados, adaptándose a ellos mediante rasgos que les permiten vivir y reproducirse. Al ser introducidos en un nuevo ambiente, muchas veces a miles de kilómetros de distancia o incluso en otro continente, estos organismos suelen enfrentarse a unas condiciones muy diferentes de las de su lugar de origen. Por un lado, pueden beneficiarse de la ausencia, o menor cantidad, de enemigos naturales (parásitos, depredadores, herbívoros, etc.); pero también puede ocurrir que encuentren enemigos nuevos, contra los que no pueden defenderse. En muchas ocasiones, llegan a desplazar activamente a las especies nativas con las que compiten, al ser más eficaces que éstas a la hora de adquirir recursos y reproducirse; pero, en otras, la competencia con las especies nativas supone una barrera insuperable y la nueva especie no llega a prosperar. Finalmente, en algunos casos, el establecimiento de la especie introducida depende de la introducción simultánea de organismos mutualistas o simbióticos, con los que ésta tiene una estrecha relación de la que depende para su reproducción. Algunas especies introducidas tienen consecuencias importantes, incluso dramáticas, sobre los ecosistemas receptores, llegando a alterar los procesos ecológicos y los ciclos vitales de las especies nativas con las que coexisten. Sus impactos también pueden ser económicos, por ejemplo, plagas que reducen la producción agrícola, plantas cuyo polen es alergógeno, obturación de canales y daños en infraestructuras, depredación de organismos de los que nos alimentamos, etc. Además, las invasiones biológicas poseen un efecto sinérgico con otros componentes del cambio global. El cambio climático, por ejemplo, está causando el aumento global de las temperaturas favoreciendo la expansión de especies exóticas de zonas cálidas, el aumento de las perturbaciones de origen humano (incendios, movimientos de tierras, alteraciones hidrológicas, etc.), que favorece a las especies oportunistas y de rápido crecimiento, rasgos típicos de muchas especies exóticas.

El creciente y acelerado impacto de las invasiones biológicas sobre los ecosistemas de los que depende nuestra subsistencia y bienestar representa una preocupación creciente, a la que los investigadores debemos responder. Para hacerlo, una de las prioridades básicas es reunir la información disponible para poder dimensionar la importancia del problema con especial referencia a España, evaluar el riesgo que supone la entrada de nuevas especies en nuestros ecosistemas,

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

y proporcionar métodos para eliminar o mitigar su impacto sobre la biota nativa o autóctona y los ecosistemas receptores. Y así surgió la idea de este libro.

En este libro se repasan ideas de biología y ecología que permiten comprender las invasiones biológicas; qué las hace posible y cuáles son sus efectos sobre los ecosistemas receptores. Se incluyen también nociones sobre el control y la gestión de las invasiones, así como varios casos concretos que ilustran tanto la diversidad de las invasiones biológicas en nuestro país como la gravedad de sus efectos.

Es nuestro propósito que este libro sea de utilidad tanto para aquellos que trabajan en este campo, personas tales como científicos o gestores del medio ambiente, como para la sociedad en su conjunto, cada vez más sensible y deseosa de comprender el alcance y las consecuencias de nuestra creciente intromisión en los procesos naturales. Queremos, además, alertar sobre las consecuencias negativas que pueden tener actividades en apariencia tan inocuas como adquirir una mascota exótica (como una tortuga acuática, un coatí, un pez del caribe o un loro de brillantes colores) y posteriormente "soltarla en la naturaleza".

Hemos querido que esta obra represente la visión de muchos expertos que trabajan en casos de estudio variados y muchos de ellos familiares. El equipo que ha colaborado en esta obra, un total de 52 autores, desea aportar una visión integradora sobre las invasiones biológicas que no se ciña a aspectos puramente teóricos o demasiado prácticos. Esperamos pues que el libro sirva para informar y concienciar a toda la sociedad de que estamos frente a un grave problema, que exige una respuesta decidida y ante el que caben numerosas soluciones que van desde la prevención al control de los efectos de las invasiones biológicas.

Montserrat Vilà, Fernando Valladares, Anna Traveset,
Luis Santamaría y Pilar Castro

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

El ailanto *(Ailanthus altissima)* daña las paredes de obras arqueológicas.

Fuente: Arianoutsou, M.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Montserrat Vilà, Pilar Castro
y Emili García-Berthou

1. ¿Qué son las invasiones biológicas?

Las invasiones biológicas hacen referencia al proceso de introducción, establecimiento y expansión de especies exóticas procedentes de otras áreas geográficas. La mayoría de estas invasiones han sido ocasionadas por introducciones accidentales, pero en otros casos han sido intencionadas. Este trasvase de especies de unas regiones a otras se ha llevado a cabo desde tiempos inmemoriales pero, sin duda alguna, los movimientos humanos, la intensificación del comercio, la alteración de los ecosistemas y el mayor desarrollo han acelerado el proceso. Pensemos, por ejemplo, que la flota comercial marítima se dobla cada 10 años, y se calcula que por esta vía se transportan anualmente unas 10^{10} toneladas de agua y unas 7.000-10.000 especies diariamente. Esto ha supuesto que en menos de un siglo las aguas que bañan Gran Bretaña posean cerca de 100 especies de algas exóticas que han llegado adheridas a las embarcaciones o a través del vaciado en puerto de aguas de lastre. De forma similar, la apertura del canal de Suez ha supuesto la entrada de más de 300 especies originarias del Mar Rojo al Mar Mediterráneo en menos de un siglo. Se estima que en los ecosistemas marinos —los cuales son bastante permeables a la entrada de nuevas especies— la intervención humana ha acelerado las tasas de introducción en un orden de magnitud de 10^6. En otras palabras, una especie que por medios propios necesitara 5.000 años para alcanzar una nueva región biogeográfica, hoy sólo tardaría un día. En los ecosistemas terrestres, las tasas de invasión no han sido menos espectaculares. En la figura 1.1 se observa el crecimiento exponencial de

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Especies que ocupan su área de distribución original
Nativa
Autóctona
Indígena
Especies que se encuentran fuera de su área de distribución natural
Introducida
Exótica
Foránea
Alóctona
No nativa
Importada
Especies introducidas que se extienden de forma autónoma, pero dependientes de sistemas humanizados, o sin capacidad para perdurar en los territorios ocupados
Adventicia
Subespontánea
Casual
Especies introducidas que se extienden a ecosistemas naturales, donde tienen capacidad de mantener poblaciones de forma autónoma
Naturalizada
Establecida
Especies naturalizadas con gran capacidad de propagación, en número de individuos y en distancia
Invasora
Especies naturalizadas con gran capacidad de propagación, capaces de alterar sustancialmente los ecosistemas nativos y/o ocasionar impactos económicos
"Invasora"
Transformadora
Peste
Plaga

Cuadro 1.1. Términos relacionados con especies invasoras.

especies vegetales exóticas que ha tenido lugar en Córcega en los últimos dos siglos, como consecuencia primero de la apertura de la red ferroviaria, del aumento en la extensión de las tierras de cultivo a mediados del siglo XIX, y del "boom" turístico un siglo más tarde.

En Europa, las especies introducidas que se establecen en espacios naturalizados se clasifican en arqueófitos (introducidas antes de 1500) y en neófitos (introducidos después de 1500). Esta distinción ya nos indica el protagonismo que ha tenido el descubrimiento y colonización del Nuevo Mundo en la introducción de nuevas especies en el viejo continente. Algunas de ellas, como la patata o el maíz, han generado incuestionables beneficios socio-económicos, mientras otras, como el jacinto de agua (*Eichhornia crassipes*) o la lantana (*Lantana camara*) están alterando seriamente nuestros ecosistemas. Es posible que dentro de algunas décadas acuñemos un nuevo periodo de invasión que describa el acelerado trasvase de especies experimentado actualmente a consecuencia de la globalización económica. Las barreras geográficas han sido la matriz esencial de la evolución que explica, por ejemplo, por qué hay más endemismos en islas o en lagos antiguos que tierra adentro; la ruptura contemporánea de estas barreras puede ser dramática para la conservación de la biodiversidad.

Terminología

Se han propuesto diversos términos para definir el proceso de invasión, desde que la especie se encuentra en su

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Chumbera (*Opuntia* sp.).
Fuente: Valladares, F.

región nativa hasta que se convierte en invasora en un área remota. La existencia de términos sinónimos y el hecho de que no todos los autores los utilizan de igual forma, ha generado una cierta confusión semántica. En esta sección definiremos los términos más utilizados, mientras que en el cuadro 1 se muestran otros, o distintas acepciones del mismo término. Una especie introducida, exótica, alóctona, foránea o no-nativa ("alien" en inglés) es una especie originaria de otra región. No todas las especies introducidas son invasoras: pensemos por ejemplo en la multitud de plantas ornamentales que hay en parques y jardines o en los animales de compañía, incapaces de sobrevivir sin los cuidados que les proporciona el hombre. Algunas de estas especies se "escapan" o "liberan" en espacios naturales, se establecen y reproducen sin intervención humana. Muchas de ellas dan lugar a poblaciones muy pequeñas y poco viables cuya persistencia depende de la proximidad a zonas antropizadas y/o de la entrada continuada de nuevos individuos; en este caso hablamos de especies subespontáneas o adventicias. Sin embargo, otras son capaces de formar poblaciones estables, en cuyo caso decimos que se han naturalizado. Las especies invasoras son especies naturalizadas que se expanden rápidamente lejos del foco de introducción. Una especie vegetal se considera invasora si en menos de 50 años se ha establecido a 100 m del foco de entrada —si su reproducción es por semillas—, o a más de 6 m en 3 años —si su reproducción es vegetativa a través

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

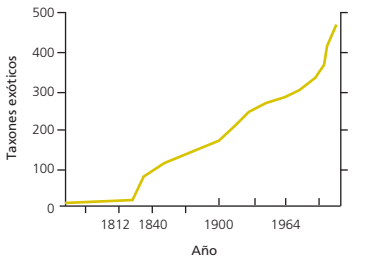


Figura 1.1. Incremento del número de especies exóticas con el tiempo en Córcega.
Fuente: Modificado a partir de Jeanmonod 1998.

de rizomas o estolones—. Finalmente, las pestes o plagas son aquellas especies invasoras que ocasionan un impacto ambiental y económico importante, como por ejemplo el desplazamiento de especies nativas, cambios en los ciclos de nutrientes, transmisión de enfermedades, daños en infraestructuras, etc., y por tanto interfieren de forma directa o indirecta en el estado de bienestar del ser humano.

Existen otras definiciones de especies invasoras menos apropiadas (cuadro 1.1), por ejemplo, la que considera únicamente como invasoras a aquellas que causan algún impacto socioeconómico o ambiental. Esta acepción resulta muy antropocéntrica. Considerar el impacto ambiental para decidir si una especie es invasora o no resulta poco operativo, puesto que muy a menudo el impacto real se desconoce o es difícil de estimar. Es decir, esta definición se apoya en que si no hay estudios que valoren el impacto, una especie no se puede considerar invasora, aún si ha doblado su población en menos de un año. Los ecólogos recomiendan que una especie se considere invasora en base a la información existente sobre su capacidad de dispersión. Por ejemplo, estimando si ha aumentado en abundancia o extendido su área de distribución con el tiempo. Esta información es mucho más fácil de obtener y más objetiva que la cuantificación del impacto ambiental que genera. Otra confusión habitual es la de llamar invasoras a aquellas especies nativas con alta capacidad colonizadora, por ejemplo, especies que se vuelven dominantes después de un incendio, tras abandonar un campo de cultivo o al aumentar los niveles de nutrientes en un lago. En este contexto el término "invasora" resulta inapropiado y en su lugar deberíamos hablar de especies nativas colonizadoras, oportunistas o en expansión. Un caso muy en boga de este fenómeno sería la proliferación espectacular de medusas en las playas españolas, erróneamente denominada "invasión transparente". Estas medusas son nativas, y su proliferación es supuestamente debida a la falta de depredadores —esquilmados por la sobrepesca— y al aumento de las temperaturas que favorece su reproducción.

Tasas de invasión

El apartado anterior ha puesto de manifiesto que el proceso de invasión es un fenómeno progresivo que no tiene por qué ser unidireccional (figura 1.1). Es decir, no todas las especies introducidas pasarán a naturalizadas, ni todas las naturalizadas serán invasoras. Tampoco existe una proporción constante de especies que pasen de un

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

estadío a otro, a pesar de que hasta hace poco, se aceptaba que el proceso de invasión seguía "la regla de los 10". Según esta regla, un promedio de un 10% de las especies introducidas pasan a ser subespontáneas, un 10% de éstas se naturalizan, un 10% de las naturalizadas invaden, y un 10% de las invasoras son pestes. Recientemente se ha demostrado que dicha regla no siempre se cumple, y que más bien depende de la identidad de la especie, de las características del ecosistema receptor y de la frecuencia de introducciones. Por ejemplo, entre las plantas ornamentales exóticas, menos de un 1% pasan a establecerse en espacios naturales. En cambio, más de un 60% de los mamíferos escapados o liberados pueden considerarse invasores, como es el caso del visón americano y el coipú en Europa, de las cabras y los cerdos en las islas del Pacífico. Muchos de los peces exóticos intencionadamente introducidos en nuestros ríos y aguas continentales, práctica que actualmente es ilegal en España, muestran tasas de establecimiento superiores al 10%

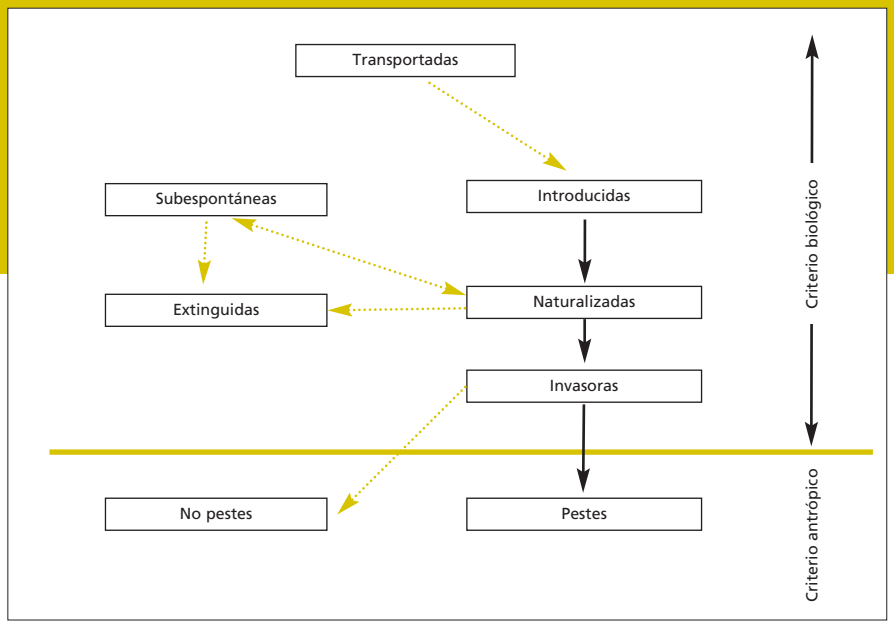


Figura 1.2. Etapas del proceso de invasión.
Fuente: Pyšek et al. no publicado.

porque las especies que se introdujeron ya eran a priori afines a nuestros ecosistemas.

También se puede dar el proceso inverso, es decir, que especies ya naturalizadas empiecen a reducir su dominancia e incluso desaparezcan (figura 1.2). En el siglo pasado, en la zona de Montpellier había una floreciente industria lanera que suponía la entrada de semillas de procedencia exótica, dando lugar a pequeñas poblaciones de plantas en hábitats perturbados alrededor de la ciudad. Una vez que esta industria decayó, estas especies fueron progresivamente desapareciendo de los hábitats ruderales.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Nicotiana glauca.
Fuente: Valladares, F.

Asphodelaceae del género *Aloe* invadiendo matorral mediterráneo en Palma de Mallorca.
Fuente: Valladares, F.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Las invasiones biológicas en el marco del cambio global

Se ha hecho mucho hincapié en la importancia que posee el cambio climático u otros aspectos del cambio ambiental en la conservación de la biodiversidad y en nuestra propia subsistencia. Las invasiones biológicas constituyen un componente de cambio global, al igual que la explotación no sostenible de los recursos naturales, los cambios de uso de suelo y sobre todo la destrucción del hábitat. Según la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza), las invasiones biológicas y la destrucción del hábitat son los factores contemporáneos que más han influido en la extinción de especies a nivel mundial.

En el ámbito mediterráneo, se prevé que en los próximos 50 años las invasiones biológicas constituirán un fenómeno de cambio de mayor magnitud que el cambio climático, aunque seguramente el impacto de ambos factores irá a la par. Es previsible que el cambio climático reduzca el grado de ajuste de las especies nativas al ambiente y genere oportunidades para aquellas especies exóticas adaptadas a temperaturas más altas y a una mayor inestabilidad climática. Los ecosistemas marinos ya están experimentando un aumento del establecimiento de especies exóticas, muchas de ellas de origen tropical, cuyo establecimiento estaba limitado por las bajas temperaturas del agua en invierno.

Aloe.

Fuente: Valladares, F.

Otro aspecto del cambio global de suma importancia es la eutrofización de los ecosistemas por aumentos en los niveles de nitrógeno y fósforo, que resultan del uso excesivo de fertilizantes, de la lluvia ácida, de vertidos de aguas residuales con depuración insuficiente y de la contaminación en general. Tanto el nitrógeno como el fósforo son elementos esenciales para los organismos, que a menudo limitan la producción primaria de los ecosistemas.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Precisamente el éxito de muchas especies de plantas invasoras tanto terrestres como acuáticas radica en su alta velocidad de crecimiento, lo que supone que demanden grandes cantidades de nutrientes, y que por tanto se concentren en hábitats donde estos recursos son abundantes. Las invasiones biológicas también están muy relacionadas con los cambios de uso de suelo, puesto que muchos de estos cambios conllevan perturbaciones que suponen la apertura de espacio y la liberación de recursos (nutrientes, espacio) disponibles para aquellas especies con gran capacidad de establecimiento. Por ejemplo, el abandono de tierras de cultivo ofrece pista libre tanto para la colonización de especies nativas como para la invasión de especies exóticas. En las regiones mediterráneas, existen evidencias de que el aporte artificial de agua durante el verano (en zonas de regadíos, en cunetas de carreteras, etc.), genera oportunidades para el establecimiento de especies tropicales de floración tardía. Otro ejemplo de cómo la manipulación del ambiente por el hombre beneficia a especies exóticas lo encontramos en los bosques de ribera, donde el descenso del nivel freático y de la frecuencia de inundaciones causados por la regulación de caudales, está favoreciendo a varias especies exóticas aparentemente mejor preparadas para tolerar el estrés hídrico que las especies nativas.

En definitiva, existe una clara sinergia entre los componentes del cambio global que favorecen la introducción e invasión de especies exóticas. Esto, junto con la globalización económica, la cual comporta mayores niveles de consumo y transporte de mercancías entre regiones muy distantes, hace prever que el trasvase de especies constituirá, sin duda, un grave problema ambiental y socioeconómico durante el siglo XXI.

Referencias

Elton, C.S. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants.* Methuen, Londres.

García-Berthou, E.; Alcaraz, C.; Pou-Rovira, Q., et al. (2005). "Introduction pathways and establishment rates of invasive aquatic species in Europe". *Can J Fish & Aqu Sci* 62: 453-463.

Jeanmonod, D. (1998). "Les plantes introduites en Corse: impact, menaces et propositions de protection de la flore indigène". *Biocosme Mèsogèen* 15: 328-330.

Pysek, P.; Richardson, D.M.; Rejmánek, M., et al (2004). "Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists". *Taxon* 53: 131-143.

Ribera-Siguan, M.A. (2003). "Pathways of biological invasion of marine plants". En Ruiz, G.M.; Carlton, J.T. (eds). *Invasive Species: vectors and management.* Island Press, Washington DC, pp. 183-226.

Richardson, D.M.; Pyke, P.; Rejmánek, M., et al (2000). "Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions". *Div & Dist* 6: 93-107.

Sanz-Elorza, M.; Dana, E.D.; Sobrino, E. (2004). *Atlas de las plantas alóctonas invasoras en España.* Dirección General para la Biodiversidad. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.

Vilà, M.; Pujadas, J. (2001). "Land-use and socio-economic correlates of plant invasions in European and North African countries". *Biol Conser* 100: 397-401.

Vilà, M.; Corbin, J.D.; Dukes, J.S. et al (2006). "Linking plant invasions to environmental change". En Canadell, J.; Pataki, D.; Pitelka, L. *Terrestrial ecosystems in a changing world.* Springer, Berlin, pp. 115-124.

Williamson, M. (1996). *Biological Invasions.* Chapman & Hall, London.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Emili García-Berthou, Enric Ballesteros
y Mario Sanz-Elorza

2. Múltiples orígenes y vías de introducción de las especies invasoras

La importancia de las vías de introducción

Entender cómo y por qué se introducen las especies invasoras es esencial para prevenir nuevas introducciones y reducir las tasas de invasión. Muchas introducciones, aunque no todas, son irreversibles y como en otros problemas de la humanidad "es mejor prevenir que curar". Evitar nuevas introducciones y evitar la dispersión a nuevas áreas es una de las herramientas de gestión más útiles y económicas. Conocer las vías y mecanismos de introducción también permite erradicar las introducciones en estadios tempranos, cuando a menudo todavía es posible evitar el establecimiento y dispersión a nuevas áreas. Para caracterizar los procesos de introducción de especies invasoras se deben considerar las causas de transporte y de introducción en la naturaleza que (ambas pueden ser accidentales o intencionadas), las rutas de introducción, es decir, de dónde proceden o por dónde se introducen (en inglés *pathways*) y los vectores o medios físicos de transporte (por ejemplo, agua de lastre de barcos o transporte de mercancías). Animales como el visón, el visón americano (*Mustela vison*) y muchos otros vertebrados se transportan intencionadamente para su cultivo o cría en cautividad, pero en buena parte se introducen en la naturaleza por escapes accidentales (aunque a menudo son difíciles de distinguir de sueltas intencionadas). En cambio, el transporte

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Algunos pájaros de compañía si escapan de sus jaulas y logran reproducirse en el medio natural pueden convertirse en invasores.

Fuente: Tella, J.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

e introducción de organismos más pequeños como invertebrados (insectos, crustáceos, etc.) o semillas de plantas son mayoritariamente accidentales. A continuación, revisamos las principales vías y mecanismos de introducción utilizando la cuenca Mediterránea y sobre todo la Península Ibérica como área de estudio, y apuntamos brevemente sus enormes implicaciones para la gestión.

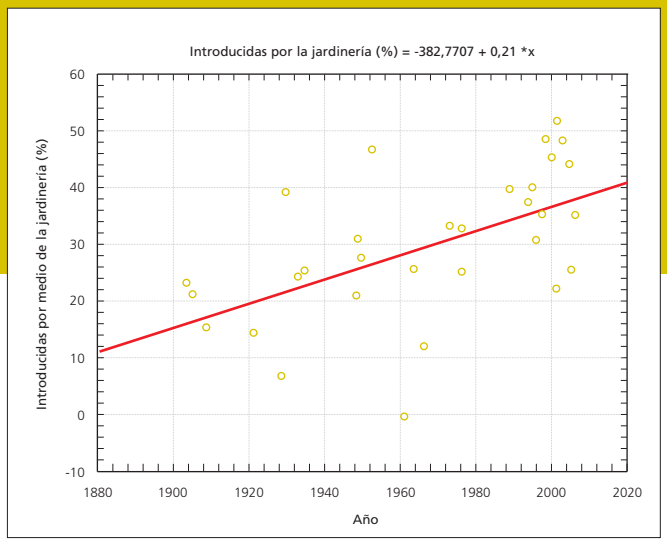
Vías de introducción en ecosistemas terrestres

Las vías de introducción de especies exóticas pueden dividirse, de una manera sencilla, en intencionadas e involuntarias. Las primeras son aquéllas que de modo legal o clandestino se llevan a cabo para un fin determinado. En el caso de los vegetales podemos citar la alimentación, silvicultura, paisajismo, jardinería, protección de suelos, obtención de medicamentos, fibras, materias primas para la industria, etc. En el caso de los animales, de modo similar, se pueden señalar la ganadería, la caza, el recreo (mascotas), la lucha biológica contra las plagas, etc. Las segundas se producen de forma ajena a la voluntad del ser humano, pero siempre con su participación. Por ejemplo, por medio del transporte de mercancías, los movimientos de tierras en las obras públicas, los flujos de turistas, a través de otros organismos introducidos que actúan como vectores, etc. Aún puede diferenciarse un tercer conjunto de vías de introducción, a caballo entre los dos principales, que es el debido a las negligencias (escapes de granjas, liberación de animales de compañía, vertido de restos de jardinería en el medio natural, etc.). Centrándonos en las plantas, a lo largo de la historia de la humanidad, desde su cuna en Babilonia y Egipto, no han cesado las migraciones antropógenas de especies vegetales. La mayoría de las introducciones se han debido a la expansión de la agricultura, ya se trate de especies cultivadas o de especies arvenses (malas hierbas) asociadas a los cultivos y que se han transportado fortuitamente con éstos, como consecuencia de la propia actividad agrícola, al contaminarse partidas de semillas con diásporas de malas hierbas. En la Antigüedad y la Edad Media, el flujo se estableció principalmente de Oriente hacia Occidente. Tras el descubrimiento de América en el año 1492, se abrieron las grandes rutas comerciales marítimas que propiciaron la conexión intercontinental, con lo que se produjo un nuevo flujo entre ambos lados del océano Atlántico. Se crearon jardines de aclimatación para estudiar la viabilidad del cultivo en el Viejo

La restauración o ajardinamiento de carreteras ha favorecido la entrada de especies ornamentales en espacios naturales. Las hortensias *(Hydrangea macrocarpa)* han sido plantadas extensivamente en las carreteras de las Islas Azores.

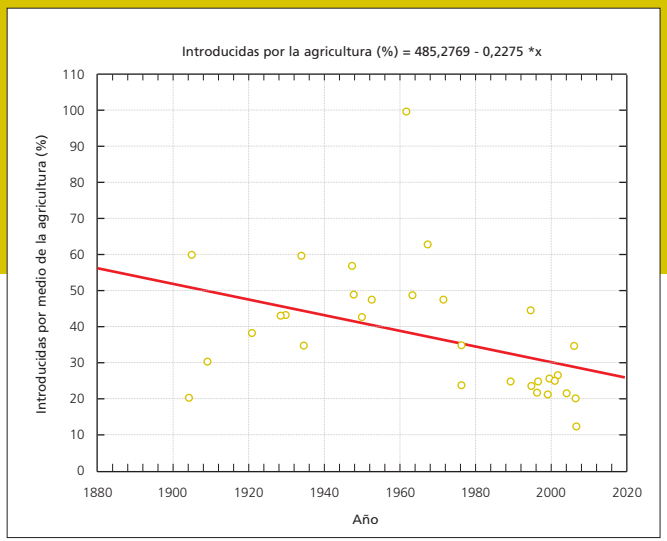
Fuente: Vilà, M.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados



(Izda.) Figura 2.1. Evolución del porcentaje que suponen las especies de plantas vasculares exóticas introducidas por medio de la jardinería, dentro del total de la flora alóctona, en el Mediterráneo occidental. Se tomó como muestra 30 estudios florísticos realizados en España, Portugal, Francia, Italia y Marruecos entre los años 1904 y 2007. R = 0,52.

Fuente: Sanz-Elorza, E.



(Dcha.) Figura 2.2. Evolución del porcentaje que suponen las especies de plantas vasculares exóticas introducidas por medio de la agricultura, dentro del total de la flora exótica, en el Mediterráneo occidental. Se tomó como muestra 30 estudios florísticos realizados en España, Portugal, Francia, Italia y Marruecos entre los años 1904 y 2007. R = -0.43.

Fuente: Sanz-Elorza, E.

Mundo de las especies útiles encontradas en América, a la vez que los principales cultivos conocidos por los europeos se introducían en tierras americanas para favorecer su colonización. Incluso especies extraeuropeas eran trasvasadas de continente por conveniencia del ser humano. Este caso lo ilustra muy bien la célebre y azarosa expedición británica del capitán Bligh a bordo de la Bounty, varias veces llevada a las pantallas cinematográficas, cuyo objetivo era introducir el árbol del pan (*Artocarpus altilis*), desde su región de origen (Polinesia) a Jamaica con la finalidad de cultivarlo para alimentar con sus frutos a los esclavos.

No obstante, desconocemos la proporción de plantas exóticas que llegan a establecerse en espacios naturales. Esta proporción debe ser bastante más baja en comparación con lo que sabemos sobre el número y porcentaje de especies ya naturalizadas de manera efectiva, debido a la dificultad de cuantificar eficazmente la cantidad de especies que realmente se están introduciendo. Si se compara la riqueza de especies que constituyen la flora alóctona con respecto al número de especies que son o han sido objeto de cultivo, se observa que estas últimas suponen una cantidad muy reducida, incluso con tendencia a la disminución en los países con una agricultura más avanzada. Por el contrario, la relación de especies que han llamado la atención del hombre

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

por su interés ornamental ha ido en aumento. Ello ha repercutido de forma sensible en la importancia cuantitativa de las diferentes vías de introducción deliberada o intencionada de flora exótica. Los cambios en estas tendencias son muy acusados en los países desarrollados, relacionándose con la simplificación de la agricultura, los cambios de usos del territorio y el aumento del nivel de vida.

A lo largo del último siglo, el porcentaje de especies alóctonas introducidas por medio de la jardinería ha mostrado, en general, una tendencia alcista en el Mediterráneo occidental (figura 2.1), aunque de una manera desigual según áreas o países. El patrón reseñado se cumple en las regiones más desarrolladas económicamente, que además coinciden con aquellas donde se ha producido un importante auge del sector turístico y de los procesos de urbanización del territorio. No ocurre lo mismo en las zonas donde estas condiciones no se dan. Así, por ejemplo, en las islas Baleares, paradigma del turismo de masas y de la construcción de segundas residencias, el porcentaje de alóctonas introducidas por la jardinería en Menorca era del 23,53% (con respecto al total de la flora exótica) en el año 1904, mientras que en 2005 suponía el 44,41% para el conjunto del Archipiélago Balear. Otro tanto ocurre en otras regiones con importante actividad urbanística, como Galicia, donde se pasa del 21,69% en 1905 al 35,06 en 2006, o el País Vasco, que sube del 30,91% en Vizcaya en 1949 al 36,00 en 1997 para el conjunto de las tres provincias. En el polo opuesto, se encuentra el norte de África, donde el sector turístico se encuentra muy poco desarrollado y la economía sigue estando ligada a la agricultura y a la ganadería. En este caso, el porcentaje de las especies exóticas presentes que han sido introducidas a través de la jardinería no solo no aumenta, sino que incluso disminuye del 25,45% en 1934 al 22,86 en 2002. Las causas de estos cambios hay que buscarlas en los procesos de urbanización del territorio, acaecidos en las últimas décadas, en los que se cambia del modelo socioeconómico rural al modelo urbano basado en el turismo y en el recreo. Ello da lugar a la ocupación de amplias superficies del terreno por construcciones destinadas principalmente a vivienda y a los servicios que éstas necesitan, tales como apertura de calles y vías de comunicación, establecimiento de zonas verdes, etc. Si a esto se une que en la mayoría de los casos se han llevado

Asparagopsis taxiformis es una especie proveniente del Indopacífico que se ha expandido rápidamente por el Mediterráneo occidental desde la década de los 90.

Fuente: Ballesteros, E.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

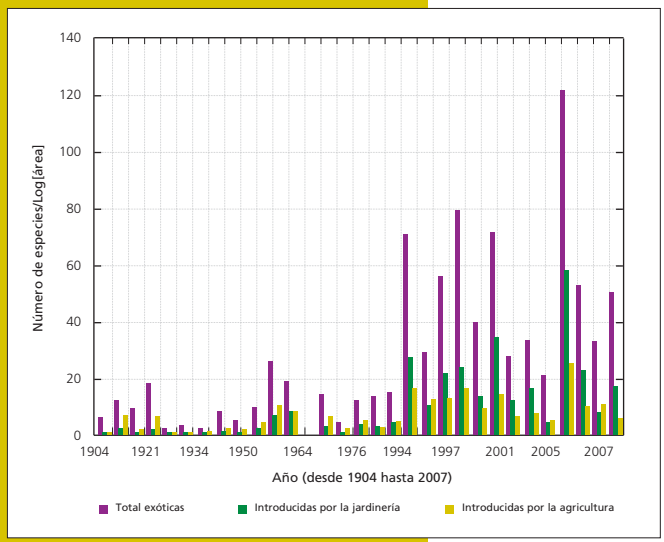


Figura 2.3. Número de especies de plantas vasculares exóticas (total, introducidas por la jardinería, introducidas por la agricultura) con respecto a la superficie del territorio, en el Mediterráneo occidental. Se tomó como muestra 30 estudios florísticos realizados en España, Portugal, Francia, Italia y Marruecos entre los años 1904 y 2007.

Fuente: Sanz-Elorza, E.

a cabo con unos criterios de diseño bastante homogéneos dominados por especies exóticas "de moda" encontramos explicación al papel protagonista que ha adquirido la jardinería como fuente de introducción de especies de plantas exóticas en el Mediterráneo occidental.

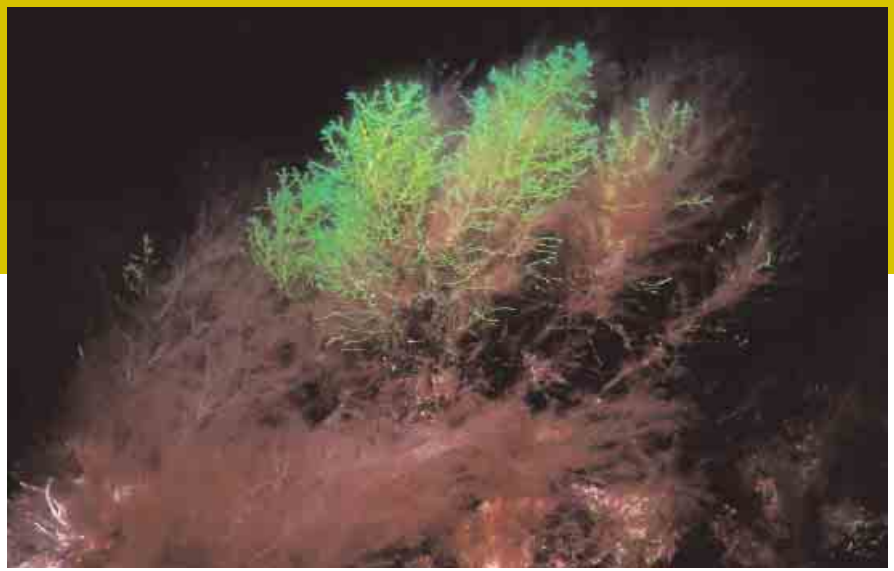
En el último siglo, el porcentaje de especies de plantas exóticas introducidas deliberadamente por medio de la actividad agrícola ha ido decreciendo paulatinamente, aunque sin mostrar una correlación con el tiempo tan estrecha como para las especies ornamentales (figura 2.2). No obstante, las desigualdades que se observan a escala local no son tan acusadas como las que se producen en el caso del porcentaje de especies introducidas por medio de la jardinería. Sin embargo, el análisis del número total de especies introducidas con respecto al área cubierta en cada caso (figura 2.3) muestra una mayor homogeneidad a lo largo del tiempo. Esto tiene su explicación en que un elevado número de estas especies son arqueófitos (introducidas con anterioridad al año 1492) que se hallan presentes en un número mayor de regiones y localidades con respecto a las especies introducidas por jardinería entre las que predominan los neófitos (introducidas con posterioridad al año 1492), que se encuentran más localizados. En las áreas menos favorecidas económicamente y con un nivel de desarrollo más bajo, como el norte de África, las fuentes de introducción de flora exótica parece que se inclinan más hacia las causas involuntarias, que compensan las disminuciones porcentuales de aquéllas debidas a causas intencionadas (agricultura y jardinería). Analizando la composición florística del Rif (norte de Marruecos) se observa que bastantes de las especies introducidas entre 1934 y 2002 en son "malas hierbas" agrícolas, de que modo la causa de su introducción sigue estando ligada a la agricultura.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Vías de introducción en ecosistemas acuáticos

En los ecosistemas acuáticos, las vías y mecanismos de introducción también son muy variados pero se pueden agrupar en cuatro: introducciones intencionadas (por ejemplo, pesca deportiva), acuicultura, trasiego de embarcaciones (aguas de lastre y organismos adheridos a los cascos) e interconexión de cuencas hidrográficas.

En las aguas continentales ibéricas, mucha de las introducciones son intencionadas, por ejemplo la introducción de peces para "mejorar" la pesca deportiva o la suelta de animales ornamentales en nuestras aguas continentales. Existen unas 23 especies de peces introducidas, establecidas o naturalizadas, las cuales básicamente se han introducido o bien por escapes de piscicultura o bien con el pretexto de alterar las poblaciones de peces, con especies más atractivas para la pesca deportiva. Las introducciones históricas de peces fueron promovidas o aprobadas por la administración pública para satisfacer a los pescadores deportivos: así se introdujeron por ejemplo el lucio (*Esox lucius*) en 1949, el "black-bass" o perca americana (*Micropterus salmoides*) en 1955, o varios salmónidos. Actualmente las introducciones son ilegales si no las aprueba la administración pública y constituyen delito ecológico, pero aún así, pescadores deportivos siguen realizándolas furtivamente en gran número. En los últimos 20 años hemos asistido a la introducción (ilegal pero impune) en numerosas cuencas de grandes depredadores como la lucioperca (*Stizostedion lucioperca*) o más recientemente el siluro (*Silurus glanis*) y los consiguientes "necesarios" ciprínidos exóticos que les sirven de



Filamentos del alga invasora *Lophocladia lallemandii* recubren un individuo de *Cystoseira balearica,* alga parda que forma extensos bosques sumergidos en las islas Baleares.

Fuente: Ballesteros, E.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Un siluro *(Silurus glanis)* en el embalse de Flix (río Ebro). Esta especie centroeuropea está siendo actualmente introducida para la pesca deportiva de forma ilegal en varias cuencas ibéricas.
Fuente: Zamora, L.

alimento, como el alburno (*Alburnus alburnus*). La fauna ibérica goza de numerosas especies endémicas, es decir que sólo se encuentran en algunas de nuestras cuencas hidrográficas como algunos ciprínidos, muchos de ellos amenazados y que se verán gravemente afectados por estas introducciones. Hay que decir también que asociadas a las introducciones de peces se han introducido unas 12 especies de parásitos principalmente gusanos platihelmintos, algunos de los cuáles también han pasado a especies nativas de peces, lo que ilustra al mismo tiempo lo poco que sabemos del impacto ecológico de estas introducciones y la imprudencia ignorante con la que se realizan. La suelta de animales ornamentales como el galápago americano, *Trachemys scripta,* o muchos peces de acuario como el pez rojo (*Carassius auratus*) también es otro mecanismo importante de introducción voluntaria. Este tipo de introducciones, seguramente deberían ser mucho más fáciles de reducir con buenos programas de educación y divulgación.

La piscicultura, o la acuicultura en general, es otro de los mecanismos universales de introducción de especies

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

acuáticas, bien en ríos, lagunas costeras, aguas marinas u otros ecosistemas acuáticos. Es muy frecuente que haya escapes desde los centros de acuicultura, por ejemplo cuando hay avenidas importantes de ríos. La trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*) es la especie de aguas continentales más cultivada y por ello también se encuentra en la mayor parte de nuestros ríos. Afortunadamente, está poco establecida pero por suerte parece estar poco establecida en nuestro país aunque sí es invasora en otras países. En el medio marino, dos especies de interés comercial se han introducido en nuestras costas: la almeja japonesa (*Ruditapes philippinarum*) y la ostra japonesa (*Crassostrea gigas*), ambas con una gran aceptación en el mercado de marisco y cuyo consumo ya iguala o incluso supera ampliamente el de las especies de almejas (*Tapes decussatus*) y ostras (*Ostraea edulis*) autóctonas. Además con estas especies, y muy particularmente las ostras, se introducen numerosas especies de algas y otros organismos que llegan adheridos a las conchas de estos bivalvos. En el Étang de Thau, por ejemplo, se han introducido involuntariamente de esta forma hasta 45 especies de algas, de tal forma que la flora dominante en esta laguna del Mediterráneo francés, está constituida por especies introducidas.

En el mar, sin embargo, el mecanismo principal de introducción de especies probablemente sea el agua de lastre. Por falta de estudios concretos desconocemos la importancia de este vector de introducción en el mar Mediterráneo. No obstante para hacernos una idea de su importancia, basta decir que los investigadores norteamericanos Carlton y Geller hallaron 317 especies de organismos en el agua de lastre de un carguero japonés recalado en la costa pacífica de los EE.UU. En muchos casos se trata de especies que viven en la columna de agua y dado que este mecanismo de introducción lleva muchos años existiendo, es probable que muchas de las especies planctónicas que ahora tengan una distribución muy amplia, hayan sido dispersadas a través del agua de lastre.

Finalmente, el cuarto mecanismo de introducción es la ruptura de barreras geográficas (tan importantes para la evolución), como por ejemplo la interconexión de cuencas hidrográficas. El caso más conocido es la apertura del Canal de Suez que ha propiciado la entrada de numerosas especies del Mar Rojo al Mediterráneo. Abierto el año 1869, la conexión entre ambas cuencas ha ocasionado la introducción de más de 300 especies de macroflora y macrofauna al Mediterráneo, especies que han recibido el nombre de lessepsianas. El impacto en las comunidades marinas de estas introducciones ha sido brutal en las

Muchas especies han sido introducidas a través de las aguas de lastre de los barcos de carga.

Fuente: Vilà, M.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

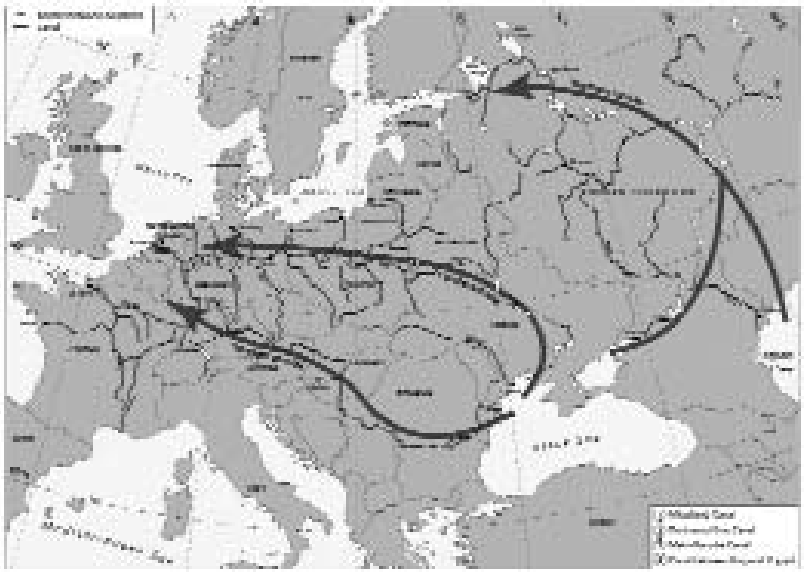


Figura 2.4. Actualmente es posible navegar desde el Mar Negro y el Mar Caspio hasta el Mar Báltico a través de varios canales que se han ido construyendo a lo largo de los dos últimos siglos. Estas infraestructuras han favorecido la invasión de especies entre estos mares.

Fuente: Bij de Vaate, A.; Jazdzewski, K.; Ketelaars, H.A.M. et al. (2002). Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. *Can J Fish Aquat Sci* 59: 1159-1174.

áreas del Mediterráneo oriental más cercanas al canal, de tal forma que el aspecto y el funcionamiento de las biocenosis autóctonas ha cambiado por completo. Por ejemplo la invasión de dos especies de "peces conejo" (*Siganus rivulatus*, *S. luridus*), grandes consumidores de aestos organimos, ha tenido una fuerte incidencia en las poblaciones de algas y en la red trófica de las comunidades infralitorales rocosas de las costas de Líbano e Israel; su abundancia es tal que, incluso, ya constituyen gran parte de las capturas de la flota artesanal. El Mediterráneo occidental se ha librado hasta el momento de la mayoría de especies lessepsianas. Sin embargo, algunas especies de algas provenientes probablemente del Indopacífico como *Lophocladia lallemandii* o *Asparagopsis taxiformis*, han llegado ya a nuestras costas y se comportan como invasoras en numerosas localidades de las islas Baleares y del sur y sureste español.

En el caso de las aguas continentales, muchas especies, por ejemplo, de peces y de moluscos no tienen medios de dispersión aérea o terrestre ni resisten la salinidad del mar, por lo que a menudo se encuentran confinadas en pocas cuencas hidrográficas. Por este motivo, los ecosistemas de agua dulce a pesar de tener una extensión reducida albergan una enorme biodiversidad. La interconexión de cuencas hidrográficas rompe estas barreras geográficas y favorece las invasiones biológicas. Muchos de los grandes ríos europeos (Danubio, Rin, Sena, Ródano, etc.) están conectados para facilitar la navegación, lo que ha significado un corredor de invasión para varias decenas de especies, principalmente desde la zona ponto-cáspica (Mar Negro y Mar Caspio) hacia el Mar Báltico (figura 2.4). El mejillón cebra (*Dreissena polymorpha*) sería una especie que ha seguido esta ruta. En la Península Ibérica, ya se han descrito algunas introducciones a través del canal Tajo-Segura.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Zona invadida por la lechuga de agua *(Pistia stratiotes)* en Sanlúcar de Barrameda (Cádiz).
Fuente: Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía.

Vías de introducción y gestión de especies invasoras

Las implicaciones de lo que acabamos de exponer para la gestión son numerosas pero bastante obvias. Las medidas necesarias para reducir las invasiones biológicas y los impactos ecológicos y económicos que representan pasan por estudiar detalladamente todas estas vías y mecanismos de introducción y tomar las medidas necesarias para reducir el número e intensidad de las introducciones. Por la diversidad de vías y taxones implicados, la gestión varía mucho según el ecosistema, el grupo taxonómico o la vía de introducción de que se trate. Sin embargo, el marco unificador quedaría resumido en 3 puntos: 1) deben aumentar muchísimo los recursos económicos y humanos que se dedican a investigar, gestionar y divulgar esta problemática, es necesario educar al público en general y a las personas de algunos sectores socioeconómicos más directamente involucrados; 2) las actividades económicas deberían internalizar el coste de la gestión de especies invasoras (comercio de plantas y animales ornamentales, transporte de mercancías (y agua de lastre), consumo de agua, etc.); y 3) "prevenir es mejor que curar" debería guiar la filosofía de gestión, es decir evitar la introducción, establecimiento o dispersión de nuevas especies o a nuevas zonas, sobre todo en cuencas hidrográficas e islas.

Medidas más específicas incluirían: reformar totalmente la gestión actual (o su práctica ausencia) de la pesca deportiva; prohibir la introducción y comercialización de especies que sabemos son invasoras en regiones climáticas similares; favorecer el uso y consumo de especies autóctonas o no invasoras de plantas, fomentando el desarrollo de la xerojardinería cuyo principio fundamental es el empleo de especies autóctonas con bajos requerimientos hídricos; potenciar la vigilancia

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

aduanera en las materias de tráfico de especies de flora y fauna, incluido el material seco portador de diásporas (pliegos de herbario, productos de herboristería, etc.); establecer unos protocolos de vaciado de las aguas de lastre en travesías transoceánicas para minimizar las probabilidades de introducción de especies. Para ello es necesaria la participación de varios sectores socioeconómicos, implicando a todos los organismos de los que dispone la Administración que puedan servir a este fin.

Sabemos que las especies invasoras serán un enorme problema ambiental del mundo globalizado del siglo XXI pero existen muchas posibilidades de gestión para mitigarlo que debemos poner en práctica cuanto antes.

Referencias

Capdevila-Argüelles, L.; García, A.I.; Orueta, J.F. et al (2006). *Especies exóticas invasoras: diagnóstico y bases para la prevención y el manejo.* Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.

Carlton, J.T.; Geller, J.B. (1993). "Ecological roulette – the global transport of non-indigenous marine organisms". *Science* 261: 78-82.

Clavero, M.; García-Berthou, E. (2006). "Homogenization dynamics and introduction routes of invasive freshwater fish in the Iberian Peninsula". *Ecol Appl* 16: 2313-2324.

Dana, E.D.; Sanz Elorza, M.; Vivas, S.; Sobrino, E. (2005). *Especies vegetales invasoras en Andalucía.* Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía, Sevilla, España, 232 pp.

Galil, B.S. (2000). "A sea under siege - alien species in the Mediterranean". *Biol Inv* 2: 177-186.

García-Berthou, E.; Boix, D.; Clavero, M. (2007). "Non-indigenous animal species naturalized in Iberian inland waters". En Gherardi, F. (ed.). *Biological invaders in inland waters: profiles, distribution, and threats. Invading Nature: Springer Series in Invasion Ecology.* Springer, Dordrecht, pp. 123-140.

Lundberg, B.; Ogorek, R.; Galil et al (2004). "Dietary choices of siganid fish at Shiqmona reef, Israel". *Isr J Zool* 50: 39-53.

Moragues, E.; Rita, J. (2005). *Els vegetals introduïts a les Illes Balears. Documents Tècnics de Conservació. Govern de les Illes Balears.* Palma de Mallorca, España,126 pp.

Pyšek, P.; Richardson, M. (2006). "The biogeography of naturalization in alien plants". *J Biog* 33: 2040-2050.

Pyšek, P.; Richardson, D.M.; Williamson, M. (2004). "Predicting and explaining plant invasions through analysis of source area floras: some critical considerations". *Diversity and Distributions* 10: 179-187.

Ruiz, G.M.; Carlton, J.T. (eds). (2003). "Invasive species: vectors and management strategies". *Island Press*, Washington, DC. 518 p.

Sanz Elorza, M.; Dana, E.D.; Sobrino, E. (2004). *Atlas de las Plantas Alóctonas Invasoras en España. Dirección General para la Biodiversidad.* Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España, 384 pp.

Sanz Elorza, M.; Dana, E.D.; Sobrino, E. (2006). "Invasibility of an inland area in NE Spain by alien plants". *Acta Oecol* 29: 114-122.

Verlaque, M. (2001). "Checklist of the macroalgae of Thau Lagoon (Hérault, France), a hot spot of marine species introduction in Europe". *Oceanologica Acta* 24: 29-49.

Vilà, M.; Pujadas, J. (2001). "Land-use and socio-economic correlates of plant invasions in European and North African countries". *Biol Cons* 100: 397-401.

Vilà, M.; García-Berthou, E.; Sol, D. et al (2001). "Survey of the naturalised plants and vertebrates in peninsular Spain". *Ecol Med* 27: 55-67.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Joan Pino, Núria Gassó, Montserrat Vilà
y Daniel Sol

3. Regiones y hábitats más invadidos

La distribución de las especies invasoras en el mundo no es homogénea. Hasta el más profano conoce que algunos territorios como Australia, Nueva Zelanda o las islas Hawai se encuentran particularmente invadidos. En una región determinada, además, las especies invasoras son más abundantes en ciertos hábitats que en otros. ¿Por qué existen estas diferencias entre regiones y hábitats? ¿Son debidas a diferencias en la susceptibilidad a la invasión? ¿O más bien son el resultado de otros factores como diferencias en el número de introducciones o en la capacidad invasora de las especies introducidas?

Para responder a estas cuestiones, conviene primero conocer cómo se distribuyen las especies invasoras a diversas escalas: continentes, países, regiones o tipos de hábitat. Para aproximarse a la escala continental o nacional se requiere un conocimiento exhaustivo de su fondo florístico o faunístico, que se puede adquirir a través de muestreos específicos que cubran la totalidad del área estudiada, aunque comúnmente se recurre a la información bibliográfica proporcionada por floras y faunas. En cambio para el análisis del grado de invasión de los hábitats normalmente se parte de puntos de muestreo o inventarios específicos realizados sobre los hábitats objeto de estudio. En este caso, el análisis de bases de datos ya existentes, como por ejemplo inventarios fitosociológicos o registros de introducciones históricas, inéditos o publicados (por ejemplo, BIOLFLOR en Alemania, FLORACAT en Cataluña), han resultado particularmente útiles. En este capítulo

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

La tórtola turca *(Streptopelia decaocto),* natural de Europa y Asia, fue introducida en muchas islas del Caribe y más recientemente en Japón. En Florida es ya una plaga y continúa aumentando. La especie se está expandiendo con rapidez desde su área originariamente centroeuropea y ya no es rara en la Península Ibérica o en las islas Canarias.
Fuente: Valladares, F.

comentaremos algunos patrones de invasión a escala global, regional y a nivel de hábitats, mayoritariamente referidos a la invasión por plantas y aves.

Grado de invasión e invasibilidad

Los conceptos de grado de invasión e invasibilidad son usados a menudo indistintamente, pero no tienen el mismo significado. El grado de invasión corresponde a la cantidad de especies exóticas expresada en número absoluto o en porcentaje sobre el total de especies que han invadido una determinada región o hábitat fuera de su área de distribución originaria. El grado de invasión es función de dos factores principales: la presión de propágulos y la invasibilidad del hábitat receptor.

La presión de propágulos se refiere al número y frecuencia de las introducciones a lo largo del tiempo. Mientras que la invasibilidad, por su parte, corresponde a la probabilidad de supervivencia de las especies introducidas en el nuevo medio. La invasibilidad se define por tanto como la susceptibilidad de un hábitat a ser invadido. La invasibilidad depende pues de la interacción que se establece entre la especie introducida con las especies del ecosistema receptor, así como de las condiciones ambientales a las que debe hacer frente. Estas condiciones ambientales deben ser compatibles con su fisiología. Es fácil entender, por ejemplo, que si una especie de origen tropical se introduce en el Ártico posee pocas posibilidades de supervivencia por más veces que se haya introducido. Los principales factores bióticos que determinan una mayor invasibilidad serían la falta de competencia y enemigos naturales y la presencia de organismos con los que se establezcan relaciones mutualistas. Como condiciones ambientales que favorecen la invasibilidad destacaremos el papel de las perturbaciones, que suponen una mayor liberación de recursos disponibles para la especie introducida. Para el caso de plantas, pequeños pulsos de recursos, por ejemplo un año lluvioso o la contaminación del suelo por nitrógeno, pueden disparar el crecimiento de una población exótica y por tanto la invasión de la misma.

En general, tendemos a considerar que una región o un ecosistema es más fácil de invadir que otro simplemente si tiene un mayor grado de invasión. Pero ello únicamente es cierto si la presión de propágulos y la capacidad invasora de las especies que son introducidas son similares. Esto raramente es así. Por ejemplo, en las Islas Hawai se han llegado a establecer con éxito 58 especies de aves invasoras, mientras que en Japón tan sólo 13 especies han

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

tenido éxito. Sin embargo, esta diferencia no implica que Hawai sea más fácil de invadir que Japón. De hecho, parece que es más bien al contrario: en Japón hay pocas especies establecidas simplemente porque ha habido pocas introducciones, sólo 20 especies frente a las 148 introducidas en las Islas Hawai. Si analizamos el porcentaje de introducciones con éxito, la conclusión es que Japón (con un 65% de éxitos) es más fácil de invadir que las islas Hawai (39%). Así, pues, una elevada presión de propágulos puede determinar un elevado grado de invasión en un territorio o hábitat de baja invasibilidad y viceversa. De hecho, la mayor parte de la variación observada en el grado de invasión entre regiones parece depender principalmente de la presión de propágulos y no tanto de diferencias en la invasibilidad.

La conclusión que se puede extraer de todo ello es que, para investigar la invasibilidad a nivel regional, es imprescindible disponer de información sobre la presión de propágulos. Para muchas especies de vertebrados introducidas con fines ornamentales o cinegéticos (incluyendo la pesca) existen registros del volumen de las introducciones o de al menos, el número de episodios de introducción. En lugares como Nueva Zelanda o Estados Unidos, por ejemplo, muchas de las introducciones de aves de finales del siglo XIX y principios del siglo XX las llevaron a cabo "sociedades de aclimatación". Estas sociedades no sólo documentaron el éxito o fracaso de sus introducciones, sino también detalles como el número de individuos liberados o la condición física de estos

Los hábitats costeros próximos a zonas urbanizadas están muy invadidos por plantas ornamentales. En la foto aparecen 5 especies exóticas.

Fuente: Verdaguer, D.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Hábitat EUNIS	N° total de especies	N° de neófitos
A2.5-D6-E6 Hábitats salinos	8.0±4.1	2.2±5.6
B1-B2 Sedimentos costeros	10.7±5.8	3.3±6.4
B3 Rocas costeras	12.0±6.3	0.7±2.3
C1 Aguas estancadas	11.8±12.0	0.9±4.3
C2 Aguas corrientes	8.6±3.9	0
C3-D5 Formaciones helofóticas	9.8±5.7	7.1±12.5
D1 Turberas	16.1±6.6	0
D2 Turberas oligotróficas	17.0±5.9	0
D4 Turberas ricas en bases	16.3±5.2	0
E1 Prados secos	29.2±11.8	0.4±1.4
E2 Prados mésicos	27.2±12.1	0.4±1.3
E3-E5.4 Prados húmedos	16.4±7.6	2.6±7.8
E4 Prados alpinos	21.5±10.3	0
E5.1 Vegetación ruderal	17.7±9.4	5.3±10.6
E5.2 Bosquetes	24.8±8.7	0.0±0.3
E5.5 Herbazales altos subalpinos	23.0±9.8	0
F2 Matorrales subalpinos	20.6±8.4	0
F3 Matorrales eurosiberianos	19.2±10.1	0.5±2.6
F4 Tojales	23.3±11.7	0
F5 Maquias	21.8±8.6	0.2±1.3
F6 Coscojales	26.3±9.6	0.0±0.7
F7 Matorrales mediterráneos	20.9±7.4	0
F9 Matorrales de zonas húmedas	18.9±10.9	3.1±6.5
G1&4 Bosques caducifolios	27.7±11.3	0.2±1.7
G2 Bosques perennifolios	22.8±10.3	0.1±0.6
G3 Bosques de coníferas	24.8±8.5	0
G5 Bosques alterados	21.1±8.4	0.2±1.1
H2 Canchales	13.0±5.9	0.7±3.2
H3 Cortados de roca	10.2±5.3	0.3±2.4
H5.6 Áreas muy alteradas	15.7±8.6	6.2±11.2
I1 Cultivos	21.6±9.0	7.3±9.8

Tabla 3.1. Número total de especies de plantas vasculares y de plantas exóticas (media ± desviación estándar) en los principales hábitats de Cataluña agrupados en categorías EUNIS.

Fuente: Gassól, N.

individuos. En el caso de organismos menos conspicuos, como plantas o invertebrados, cuya introducción acostumbra a ser accidental, la presión de propágulos es totalmente desconocida. Sin embargo, ésta puede inferirse a partir de tiempo de residencia (estimado a partir de las primeras citas de introducción) o parámetros de actividad humana, tales como la densidad de población humana, la densidad de vías de comunicación, el índice de desarrollo humano o el volumen de importaciones. Ambos factores probablemente determinan la llegada voluntaria (comercio activo) e involuntaria (junto con las mercancías o viajeros) de propágulos de especies invasoras.

Variables relacionadas con el grado de invasión: área, diversidad de hábitats y esfuerzo de muestreo

Cualquier comparación entre regiones o hábitats necesita controlar el efecto del área, porque existe una relación positiva entre el número de especies y el tamaño del área muestreada. Una opción es trabajar con áreas de tamaño regular y eliminar así el área como variable, como ocurre en los análisis basados en datos por unidades del retículo UTM. A veces, sin embargo, no es posible fijar el área de muestreo. Por ejemplo, en los inventarios florísticos, ésta depende del tipo de comunidad vegetal, por lo que la mayoría de comparaciones entre hábitats tendrán que controlar el efecto del área.

El número de especies invasoras detectadas en un territorio o hábitat

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

presenta, además, una relación directa con el esfuerzo de muestreo que aplicamos. Éste se puede medir en unidades muy diversas (tiempo o longitud de los transectos de muestreo, número de parcelas, etc.) aunque dicha medición no está exenta de dificultades. En algunos muestreos exhaustivos que cubren la totalidad territorio siguiendo un patrón regular (por ejemplo el retículo UTM), existe un cierto control del esfuerzo de muestreo (por ejemplo, a través del número de prospectores o de las horas empleadas). Éste es el caso de los Atlas de especies de aves nidificantes, que quizá representan el caso en que el muestreo del territorio se ha llevado a cabo de forma más rigurosa. Sin embargo, cuando las fuentes de los datos son muy heterogéneas, como es el caso de las bases de datos florísticas, el control del esfuerzo de muestreo es mínimo.

Relación con las especies nativas

La relación entre la riqueza de especies exóticas y la de especies nativas ha suscitado un gran interés entre los ecólogos. Inicialmente las observaciones de Elton, pionero en la temática de las invasiones biológicas, sugerían una relación negativa entre la riqueza de especies nativas y la de invasoras a nivel de hábitat. Ello sería debido a que los hábitats más ricos en especies nativas ofrecen más oposición a la entrada de especies foráneas mediante procesos de competencia, predación, parasitismo, etc. Algunos experimentos de campo, que implican la introducción de especies exóticas en determinados hábitats, avalan esta hipótesis. Sin embargo, cuando se analizan áreas naturales y se cuantifica el número de especies nativas e invasoras, la relación no es siempre negativa (figura 3.2). Estos resultados sugieren que el efecto de la resistencia biológica, ejercida por las especies nativas, se confunde con los efectos de los factores ambientales, que afectan tanto a nativas como exóticas. Por ejemplo, una elevada diversidad de hábitats frecuentemente determina una elevada riqueza de especies nativas, pero ello también puede favorecer la instalación de especies invasoras.

Distribución regional del grado de invasión

Patrones globales y continentales

El grado de invasión por especies vegetales varía entre continentes. Es más alto en los continentes más recientemente descubiertos (América del Norte, América del Sur y Australia) que en el Viejo Mundo, patrón que se mantiene cuando se tiene en cuenta la mayor diversidad de hábitats existentes en este último. Dentro del Viejo Mundo, el grado de invasión es más alto en Europa (9% de la flora total) que en Asia y África (7%). Se ha propuesto que la causa del menor grado de invasión del Viejo Mundo se debe a la menor invasibilidad de sus hábitats, y/o al menor potencial invasor de las especies del Nuevo Mundo. Sin embargo, también hay que tener en cuenta que la presión de propágulos llevados de Europa a América ha sido históricamente mucho más elevada que en la dirección inversa.

Dentro de un determinado continente se observa en general un porcentaje máximo de invasoras en las latitudes medias, decreciendo hacia los polos y el Ecuador. De este modo, los biomas más invadidos son los templados, seguidos de los boreales, alpinos y mediterráneos, mientras que los subtropicales (sabanas y desiertos) y tropicales (selvas) son los que muestran menor grado de invasión. Esta misma tendencia se manifiesta a escala continental. Así, en Europa encontramos el máximo grado de invasión en Centroeuropa, mientras que los países de Escandinavia y del Mediterráneo muestran porcentajes de invasoras comparativamente menores. En el caso de Mediterráneo, se ha propuesto que su menor grado de invasión podía relacionarse con una menor invasibilidad de sus hábitats, motivada por la aspereza del medio.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Sin embargo, no debe descartarse una menor presión de propágulos en esta zona respecto de centro y oeste de Centroeuropa, debida a una menor actividad comercial y económica durante los tiempos más recientes.

Por otra parte, las islas suelen hospedar un grado de invasión más elevado, en general de más del doble, que los continentes. Por ejemplo, casi el 50% de la flora de Nueva Zelanda y de las islas Hawai es exótica, en las islas británicas el porcentaje llega al 40%. Las islas de la cuenca mediterránea tienen, en promedio, un 10% más de especies exóticas que las áreas continentales adyacentes. Otra evidencia del mayor grado de invasión de las islas procede de especies particulares. Por ejemplo, la planta *Oxalis pes-caprae* (vinagrillo) invade muchos más tipos de hábitat y en mayor frecuencia en las islas Baleares que en áreas adyacentes de la Comunidad Autónoma Valenciana.

Existen varias hipótesis para explicar porqué las islas son más invadidas que las zonas homólogas en tierra firme. Las islas son pobres en número de especies, lo que hace posible que existan nichos ecológicos vacíos y menos enemigos naturales (depredadores, parásitos y patógenos, ver capítulo 7). Por otra parte, su relación perímetro/área es mayor y esto puede favorecer unas condiciones climáticas más benevolentes y estables, suavizadas por la cercanía del mar, que favorezcan el establecimiento de nuevas especies. Finalmente, en general las islas están más perturbadas que áreas homólogas continentales lo que comporta una disminución de la competencia con las especies nativas. Estas hipótesis no han sido testadas y seguramente no son mutuamente excluyentes.

Patrones geográficos en España

El grado de invasión en España es muy heterogéneo entre regiones. El único grupo que cuenta con información suficientemente detallada para extraer conclusiones es el de las plantas vasculares. Se ha realizado un análisis detallado de la distribución por cuadrados UTM de 10 x 10 km de las 100 especies consideradas como más invasoras en España peninsular. Dichos datos se recogen en el Atlas de plantas alóctonas invasoras de España. La suma total de especies invasoras por UTM (en adelante, riqueza de invasoras) muestra sus valores más elevados en las zonas metropolitanas y especialmente en la costa mediterránea y sur (figura 3.1). Estos valores se relacionan positivamente con la temperatura media, el porcentaje de cubiertas urbanas y la proximidad a la costa. De ello se deduce que la temperatura elevada y el elevado grado de transformación antrópica convierten a la costa mediterránea y al sur de la Península Ibérica en lugares especialmente propicios a la invasión. Pero también es posible que dichas regiones hayan soportado históricamente una presión de propágulos mayor, fruto de su mayor actividad económica y comercial.

Distribución por hábitats del grado de invasión

La información a escala de hábitat es especialmente valiosa para comprender el fenómeno de las invasiones biológicas, puesto que es a nivel de hábitat donde ocurren muchos procesos ecológicos (competencia, inhibición, facilitación, predación, etc.) que determinan el establecimiento y supervivencia de nuevas especies. Además, es a esta escala donde tienen lugar la mayor parte de las actuaciones de gestión del medio y conservación de especies. A pesar de ello, la información sobre el grado de invasión de los hábitats en Europa es muy fragmentaria y heterogénea, tanto en calidad como en escala geográfica. Excepto en el caso de los vertebrados, no existe una información completa y homogénea para el conjunto del continente, y mucho menos para sus islas. En el caso de los vertebrados, existen bases de datos para el conjunto de Europa,

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

si bien su calidad varía según grupos taxonómicos y regiones.

Los proyectos ALARM ("Assesing Large Scale Risks with tested Methods" —Evaluando los riesgos a gran escala para la biodiversidad con métodos testados—) y DAISIE ("Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe" —Confeccionando los inventarios de especies exóticas invasoras para Europa—) están llevando a cabo un primer análisis del grado de invasión de las regiones y los hábitats, tanto terrestres como acuáticos europeos. Con objeto de homogeneizar las medidas para el conjunto del continente, se ha partido de la clasificación de hábitats de la Agencia Ambiental Europea (EUNIS) en su primer nivel (http://eunis.eea.europa.eu/habitats.jsp), lo que ha permitido poner de manifiesto los siguientes patrones.

En el caso de los hábitats terrestres, los más antropizados (cultivos, jardines, zonas urbanas e industriales, zonas removidas y con escombros...) son los más invadidos, seguidos de los hábitats fluviales y costeros. Los datos a nivel nacional confirman también esta tendencia para determinados grupos. Así, 613 plantas vasculares exóticas (incluyendo a las especies no naturalizadas) colonizan los hábitats urbanos e industriales de España, mientras que un total de 285 especies exóticas de invertebrados medran en las zonas cultivadas y jardines del Reino Unido. En el caso de las islas, también los bosques y los matorrales muestran grados de invasión importantes. En Europa, los hábitats urbanos de las islas mediterráneas registran los máximos grados de invasión para diversos grupos de organismos.

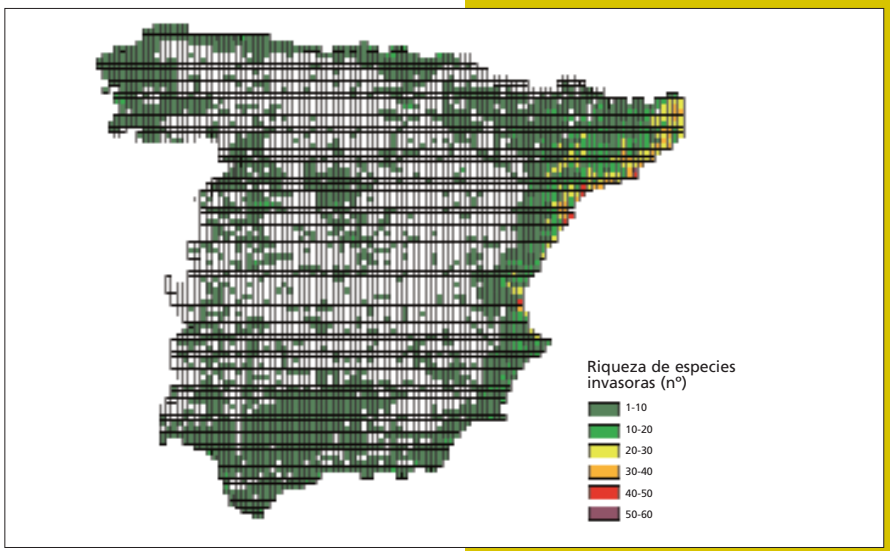


Figura 3.1. Riqueza de plantas invasoras por cuadrícula UTM de 10 x 10 km en España peninsular.

Fuente: Sanz-Elorza, M y Dana, E; 2004.

Entre los hábitats acuáticos, los lacustres destacan por su elevado grado de invasión. De hecho, estos hábitats se encuentran entre los más invadidos a nivel global y europeo, especialmente en las áreas más transformadas por el hombre. Por último, los hábitats marinos no se encuentran libres de las invasiones biológicas. Muchas especies han colonizado recientemente los hábitats costeros, aprovechando el

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

El cambio climático ha influido en la invasión de la palmera asiática *Trachycarpus fortunei* y otras especies esclerófilas en bosques caducifolios de centroeuropa.

Fuente: Vilà, M.

aumento del tráfico de mercancías por barco y las nuevas vías de comunicación (canales) entre masas de agua otrora aisladas.

En España, la información más detallada del grado de invasión de los hábitats corresponde a las plantas vasculares. Se ha realizado un análisis detallado del grado de invasión por plantas en los hábitats de Cataluña, gracias a la existencia de la base de datos FLORACAT, que contiene más de 17.000 inventarios fitosociológicos. Los resultados de este análisis confirman los patrones observados a nivel nacional y europeo (tabla 3.1). Los hábitats catalanes están poco invadidos. Aún así, sólo un 17% de los inventarios tienen alguna especie exótica y el grado de invasión, estimado como porcentaje de exóticas sobre el total de especies, ronda el 2% de media. Los hábitats más invadidos son los alterados por la actividad antrópica: zonas cultivadas o en barbecho, herbazales antrópicos, matorrales, bosques de ribera alterados y hábitats ruderales diversos. En cambio, los hábitats pobres en recursos o caracterizados por unas condiciones ambientales extremas (aguas corrientes, turberas, hábitats alpinos y subalpinos, salinos, xerófilos, etc.) no cuentan con plantas exóticas en sus inventarios. La riqueza de especies nativas por hábitat no muestra ninguna relación con la de las especies exóticas (figura 3.2). Ello nos permite afirmar que una elevada diversidad de especies nativas no constituye ninguna garantía de resistencia a la invasión de los hábitats.

El contexto espaciotemporal

Los patrones de invasión de los hábitats anteriormente expuestos pueden verse modificados notablemente por el contexto espaciotemporal en que se encuentran. Desde el punto de vista espacial, la invasión de los hábitats se ve afectada por los patrones regionales también detallados anteriormente. Así, un encinar próximo al litoral urbanizado estará de media más invadido que otro situado en un territorio más remoto. Todavía no existen demasiados datos al respecto, pero es evidente que el contexto espacial puede afectar notablemente al grado de invasión de los hábitats.

Aprovechando la base de datos FLORACAT, que cuenta con inventarios de vegetación georeferenciados por UTM de 10 x 10 km, se ha realizado un estudio preliminar de la importancia del contexto en el grado de invasión de los hábitats. Los resultados indican que variables como la proporción de cubiertas urbanas por UTM se relacionan positivamente con la riqueza de exóticas en un hábitat determinado, y que esta tendencia se observa en hábitats con un grado de antropización

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

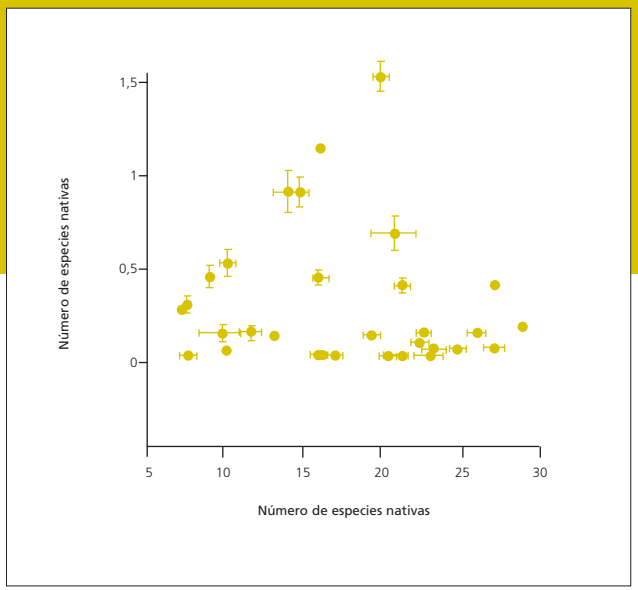


Figura 3.2. Relación entre el número (media ± error estándar) de especies de plantas nativas y exóticas en hábitats terrestres de Cataluña agrupados por categorías EUNIS (ver tabla 1.1).

Fuente: Vilà et al. 2007.

muy variable, que incluye desde bosques y matorrales a herbazales ruderales.

El grado de invasión de los hábitats viene determinado, así mismo, por su historial de cambios acaecidos a lo largo del tiempo. De los apartados anteriores se desprende que el grado de perturbación antrópica es uno de los factores determinantes del grado de invasión en hábitats y regiones. Por ello, cualquier hábitat que se haya visto perturbado a lo largo del tiempo es susceptible de ser más invadido que su homónimo de zonas más estables. Esta hipótesis se puede testar cartografiando la distribución de las especies exóticas y estimando la estabilidad de los hábitats a partir del historial de cambio de usos del suelo, obtenido de la comparación entre imágenes aéreas recientes y antiguas. Este método permite remontarnos hasta los años 50, fecha del denominado "Vuelo Americano", que constituye primer vuelo fotogramétrico completo de España.

Utilizando ésta información, algunos trabajos corroboran la hipótesis para el caso de las plantas vasculares. En el delta del Llobregat (Barcelona), el grado de invasión de las comunidades vegetales de marisma y duna se relaciona negativamente con la antigüedad de las perturbaciones. Así, el número de plantas exóticas de dichas comunidades es máximo en zonas recientemente perturbadas que muestran signos de perturbación en imágenes recientes, medio en las que únicamente muestran indicios de perturbación en las imágenes antiguas, y prácticamente nulo en las áreas sin indicios de perturbación en todo el periodo de estudio. Existen

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

(Izda.) Muchas plantas exóticas han sido introducidas a través de la agricultura.
Fuente: Vilà, M.

(Dcha.) El eucalipto ha sido el árbol exótico más extensamente plantado en la Península Ibérica.
Fuente: Vilà, M.

también datos para especies concretas. Así, *Cortaderia selloana* en los Aiguamolls de l'Empordà y *Opuntia maxima* en el Cabo de Creus (Girona) se concentran con mayor abundancia en campos abandonados y matorrales, respectivamente, que han experimentado notables cambios de uso en los últimos 50 años. En el caso de los vertebrados, no existen evidencias de que el contexto espaciotemporal determine el grado de invasión de los hábitats.

Conclusiones

A pesar de su evidente interés para la gestión y la conservación de la biodiversidad, conocer el grado de invasión de las regiones y los hábitats no es una tarea fácil. Si bien se han podido describir con cierto detalle los patrones de invasión globales y continentales, a escalas de mayor detalle se encuentran grandes dificultades debidas a la cantidad y calidad de la información disponible. Ésta, además, se ve afectada por variables externas, como la superficie de las regiones consideradas, su heterogeneidad de hábitats y el esfuerzo de muestreo que se ha aplicado en ellas. Aun así, se cuenta con suficiente información para conocer los patrones de invasión de algunos grupos importantes como son las plantas vasculares. En la España peninsular, la costa mediterránea y las áreas metropolitanas concentran los puntos calientes de plantas invasoras, debido al efecto facilitador de una temperatura elevada y de la transformación antrópica

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

del territorio. Los escasos datos disponibles a nivel de hábitats parecen corroborar dicha tendencia, ya que los hábitats antrópicos se encuentran entre los que albergan mayor número y proporción de plantas exóticas. La invasión de los hábitats se ve modulada, no obstante, por el contexto espaciotemporal. Así, un determinado hábitat puede presentar un mayor grado de invasión si se encuentra en un paisaje muy antropizado, o bien si ha sufrido una historia de cambios especialmente intensa.

En todo caso, conviene recalcar que la mayoría de datos disponibles en España informan muy poco de su invasibilidad o susceptibilidad a la invasión. Ello es debido a que no existe información suficientemente detallada sobre el esfuerzo de introducción (presión de propágulos) voluntario o involuntario de especies exóticas. Sin esta información es imposible valorar si un hábitat es particularmente vulnerable o si sencillamente ha sido objeto de un esfuerzo de introducción particularmente elevado. Conocer mejor este esfuerzo de introducción en España es especialmente importante para poner a punto protocolos de prevención y de actuación que permitan el mantenimiento de nuestra biodiversidad ante las invasiones biológicas.

Referencias

Domènech, R.; Vilà, M.; Pino, J. et al (2005). "Historical land use legacy and *Cortaderia selloana* invasion in the Mediterranean region". *Global Change Biol* 11: 1054-1064.

Elton, C.S. (1958). *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London, UK.

Gassó, N. (2006). *Regional analysis of plant invaders in Spain*. Trabajo de Maestría, Universidad Autónoma de Barcelona.

Gimeno, I.; Vilà, M.; Hulme, P. (2006). "Are islands more susceptible to plant invasion than continents? A test using *Oxalis pes-caprae* in the western Mediterranean". *J Biogeogr* 33: 1559-1565.

Hulme, P.E. (2004). "Invasions, islands and impacts: a Mediterranean perspective". En Fernández-Palacios, J.M. (ed). *Island Ecology Asociación Española de Ecología Terrestre,* La Laguna, España, pp. 337-361.

Lonsdale, W.M. (1999). "Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility". *Ecology* 80: 1522-1536.

Pino, J.; Seguí, J.M.; Álvarez, N. (2006). "Invasibility of four plant communities in the Llobregat delta (Catalonia, NE of Spain) in relation to their historical stability". *Hydrobiol* 570: 257-263.

Sanz-Elorza, M.; Sobrino, E.; Dana, E. (2004). *Atlas de las plantas alóctonas invasoras en España*. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Ailanthus altissima.

Fuente: Vilà, M.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Óscar Godoy, Fernando Valladares, Pilar Castro
y Margarita Costa

4. Características de las plantas invasoras

Introducción

Las plantas exóticas que son capaces de sobrevivir, crecer e invadir nuevos ecosistemas suponen un gran experimento ecológico que está ocurriendo a escala planetaria. Entender cómo es posible el éxito de las plantas invasoras que *a priori* no están adaptadas al nuevo ecosistema constituye un reto para los científicos, así como para los gestores lo es saber cómo hacer frente y tratar de disminuir el grave impacto que producen.

Cuando se habla de los rasgos o características de las plantas invasoras hay preguntas que rápidamente vienen a la mente: ¿cómo son las plantas invasoras?, ¿cuáles son las características que las hacen ser invasoras?, ¿es posible que existan especies vegetales que *per se* están mejor preparadas para la ocupación de zonas nuevas que otras?

La primera persona que intentó dar una respuesta global a estas preguntas fue Baker en 1965. Para él, la planta invasora era sinónimo de la "mala hierba ideal", es decir, una herbácea anual de rápido crecimiento y gran producción de semillas que crecía en ambientes perturbados por el hombre, como campos de cultivos o bordes de caminos. Aunque las características descritas por Baker son un poco restrictivas, ya que no incluyen por ejemplo a las plantas leñosas, la idea de obtener un retrato robot de la planta invasora ideal se ha mantenido hasta la actualidad. De hecho, el estudio de las invasiones vegetales cobra especial contenido gracias a los esfuerzos encaminados a descubrir qué características de las plantas exóticas determinan su potencial invasor.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Cuatro ejemplos representativos de tipos contrastados de plantas invasoras en España: una especie trepadora *(Ipomoea indica)* introducida como ornamental y transportada accidentalmente a muchos lugares costeros del mundo, una especie acuática *(Eichhornia crassipes)* invadiendo el curso del río Guadiana, una especie ruderal *(Datura stramonium)* creciendo entre un cultivo de maíz, y una especie forestal *(Acacia melanoxylon)* antaño empleada para el control de la erosión y el avance de las dunas.

Fuente: Godoy, O.

Hacia una mejor comprensión de las invasiones vegetales

Un conocimiento científico en rápida expansión

Los primeros estudios sobre invasiones biológicas intentaron descubrir cuáles son los rasgos que predicen si una planta va a ser o no invasora. Se estudiaron los casos más graves, en los que la propagación de las especies es muy rápida y el daño ecológico mayor. Por ejemplo, el kuzdu (*Pueraria montana* var. *lobata*) es uno de estos casos extremos de invasión acelerada. Desde su introducción en el este de Estados Unidos a finales del sigo XIX, esta especie nativa de Asia afecta a más de tres millones de hectáreas y el gasto en su control asciende a más de 500 millones de dólares anuales. Durante dos décadas, el estudio de especies con potencial invasor extremo, como el kuzdu permitió definir una serie de características que son recurrentes entre las plantas exóticas con mayor éxito invasor en distintas partes del planeta.

Actualmente, gracias al aumento del número de casos de estudio se han descubierto nuevos procesos de invasión, apoyando más la idea de que las invasiones vegetales son idiosincrásicas. Este nuevo conocimiento no invalida el anterior, pero constata que las características que confieren invasividad a las plantas exóticas son mucho más variadas y dependen de cómo se enfoque el estudio. Por ejemplo, los resultados pueden diferir según el tipo de especies que se comparen (por ejemplo, invasoras frente a nativas de una región, o exóticas invasoras frente a exóticas no invasoras), según la escala espacial o temporal de la comparación, los datos y variables analizados, o la forma de crecimiento y los grupos taxonómicos elegidos.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

El crecimiento clonal de *Tradescantia fluminensis* le permite invadir con mucha facilidad y dificulta que se pueda erradicar.
Fuente: Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía.

Orígenes de las diferencias con la flora nativa

Si se observan características biológicas y ecológicas que hacen exitosa a una especie invasora, ¿por qué estas características no están presentes en la flora nativa local? La pregunta de porqué ciertas estrategias de vida o rasgos funcionales no están presentes en la flora nativa no es trivial y nos lleva a utilizar el método comparativo. Entre floras de ecosistemas muy separados geográficamente, pero con las mismas condiciones climáticas, como es el caso de la región mediterránea europea y California, se dan fenómenos de convergencia evolutiva. Es decir, existen especies que poseen muchas similitudes tanto en la forma de vida de las especies como en sus rasgos funcionales, a pesar de no estar relacionadas filogenéticamente (por ejemplo, arbustos perennifolios de la misma talla, con hojas alternas y con polinización entomófila del genero *Arbutus* en España y *Heteromeles* en California). Sin embargo, también es cierto que puede ocurrir lo contrario, es decir, que bajo las mismas condiciones ambientales especies emparentadas filogenéticamente hayan evolucionado hacia formas de vida diferentes en regiones lejanas (por ejemplo, dentro de la familia *Myrtaceae*, el género *Myrtus* es un arbusto en España y el género *Eucalyptus* es un árbol de gran porte en el matorral Australiano). O incluso especies sin ningún parentesco pueden poseer rasgos funcionales muy diferentes para afrontar la misma limitación climática de sequía estival (por ejemplo, las hojas pequeñas, coriáceas y con gran cantidad de aceites en el género *Cistus* en España y la suculencia en el género *Aloe* en el *fynbos* Sudafricano). Por tanto, se deduce que ser diferente a las plantas nativas está muy relacionado con la región de origen donde evolucionaron las plantas invasoras y con el grupo filogenético al que pertenecen.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

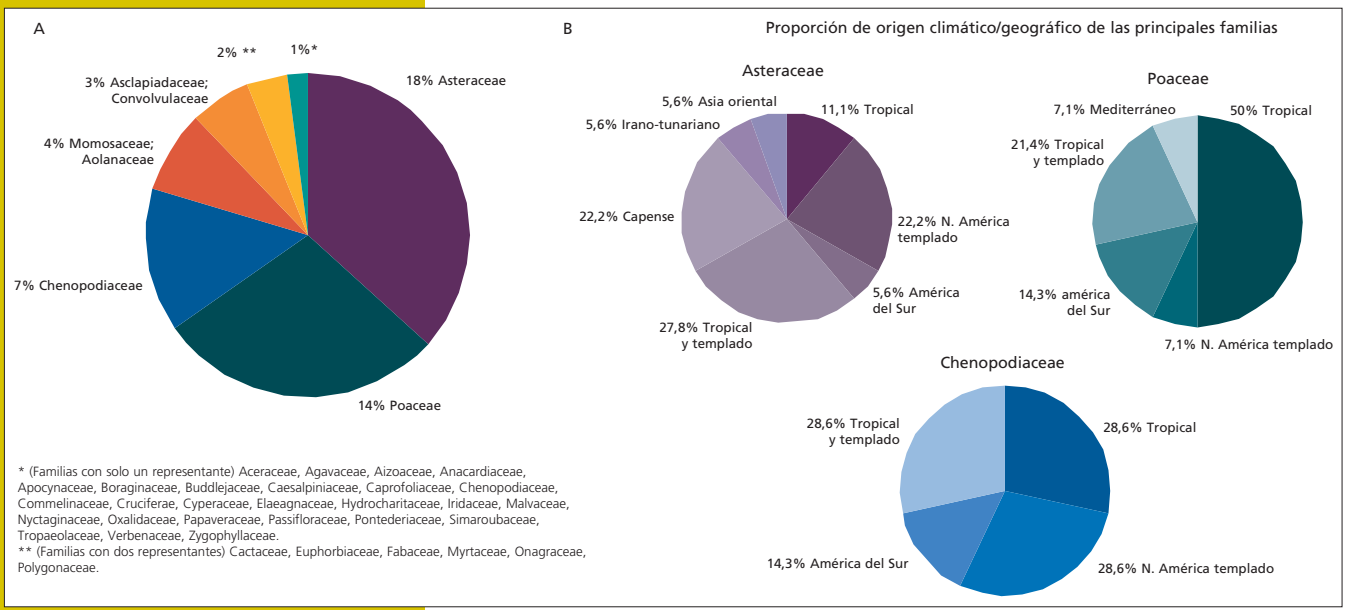


Figura 4.1. A) Frecuencia de especies representantes de las principales familias de plantas invasoras en España, y B) origen climático/geográfico de las especies de las tres familias principales.

Fuente: Godoy, O.

Cómo comparar plantas invasoras y no invasoras

El estudio comparativo entre plantas invasoras y no invasoras puede plantearse desde el punto de vista de la región invadida o de la región de origen. La primera aproximación trata de averiguar qué características distinguen a las plantas invasoras de aquellas exóticas también presentes en una determinada región, pero que no han podido invadirla, mientras que la segunda se cuestiona si es posible encontrar características que discrimen las especies que pueden llegar a ser invasoras en otros lugares de aquellas que no han mostrado tal capacidad, dentro de la flora de una misma región de origen. Ambos enfoques son muy útiles para identificar rasgos invasores en las primeras etapas del proceso de invasión (transporte y establecimiento). No obstante, el segundo enfoque puede dar resultados más generalizables, ya que al seleccionar un mismo lugar de origen de las especies invasoras, elimina la variabilidad debida a sus diferentes orígenes evolutivos, distancia a la región de origen y fechas y formas de introducción, que ha sufrido cada especie invasora. Sin embargo, hasta la fecha, este método ha sido muy poco

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

utilizado porque a menudo se carece de información precisa sobre las especies introducidas que no han llegado a ser invasoras. Para el caso de España, los resultados de utilizar el primer enfoque muestran que la mayor parte de las invasoras provienen de regiones alejadas (América, Asia, Australia) y climáticamente diferentes a las de la flora nativa (regiones tropicales y templadas) (figura 4.1).

Un problema metodológico, la proximidad evolutiva entre las especies

En muchos estudios ha habido un sesgo importante a tener en cuenta. La mayor parte de las comparaciones entre plantas invasoras y nativas han sido realizadas eligiendo especies sin tener en cuenta la distancia evolutiva que las separa, es decir, sin considerar si eran filogenéticamente próximas. Esto implica que las diferencias en rasgos funcionales obtenidas pueden ser debidas simplemente a que se comparan especies evolutivamente muy diferentes y por tanto con características ancestrales muy distintas. Ahora bien, si se repite el estudio teniendo en cuenta el parentesco entre las especies y se compara por ejemplo una planta invasora con una nativa filogenéticamente próxima, como *Achillea filipendulina* (invasora) y *Achillea millefolium* (nativa), se elimina este sesgo. El resultado final es que se reduce la variabilidad en los datos debida a la diversidad de historias evolutivas y los resultados son más robustos, asegurando que las diferencias encontradas están realmente relacionadas con el potencial invasor de la planta exótica. Otra opción, cuando no es posible encontrar pares filogenéticos, es utilizar la distancia filogenética entre las especies como covariable en la comparación. Estos métodos han permitido corroborar algunos resultados de comparaciones frecuentes (planta invasora *versus* nativa) y, además, pueden sacar a la luz nuevas características que quedaban enmascarados con el método de comparación convencional. La figura 4.2 recopila 59 estudios donde se han comparado rasgos vegetales con potencial invasor en 64 especies invasoras y nativas, relacionadas filogenéticamente, o exóticas congenéricas con diferente grado de invasividad. En el siguiente apartado describiremos los rasgos comunes a muchas especies exóticas invasoras, que se agrupan según sean rasgos vegetativos, reproductivos o de tolerancia a distintos tipos de estrés.

Caracteres frecuentes en las plantas invasoras

Características vegetativas

Las características vegetativas de las plantas exóticas que consistentemente confieren carácter invasor se relacionan con distintas fases del proceso de invasión, pero casi todas obedecen a una elevada capacidad competitiva. Las plántulas invasoras se establecen mejor y sobreviven más, teniendo una mayor probabilidad de persistir frente a posibles eventos estocásticos que pudieran eliminar la población inicial. Una vez en la fase adulta, una de las características más favorables es poseer capacidad de propagación clonal. Ello permite acaparar más espacio para disponer de una mayor cantidad de recursos. El crecimiento clonal, a través de estructuras como rizomas, bulbos o producción de nuevos vástagos, se observa tanto en plantas invasoras de medios acuáticos, por ejemplo el helecho de agua (*Azolla filiculoides*) o el jacinto de agua (*Eichhornia crassipes*), como en plantas terrestres, por ejemplo *Oxalis pes-caprae*.

Otro rasgo importante es la altura, que en gran medida depende de la forma de crecimiento de la especie y limita los tipos de ecosistema que puede invadir. En general, los terófitos o plantas anuales suelen invadir zonas perturbadas, mientras que los

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

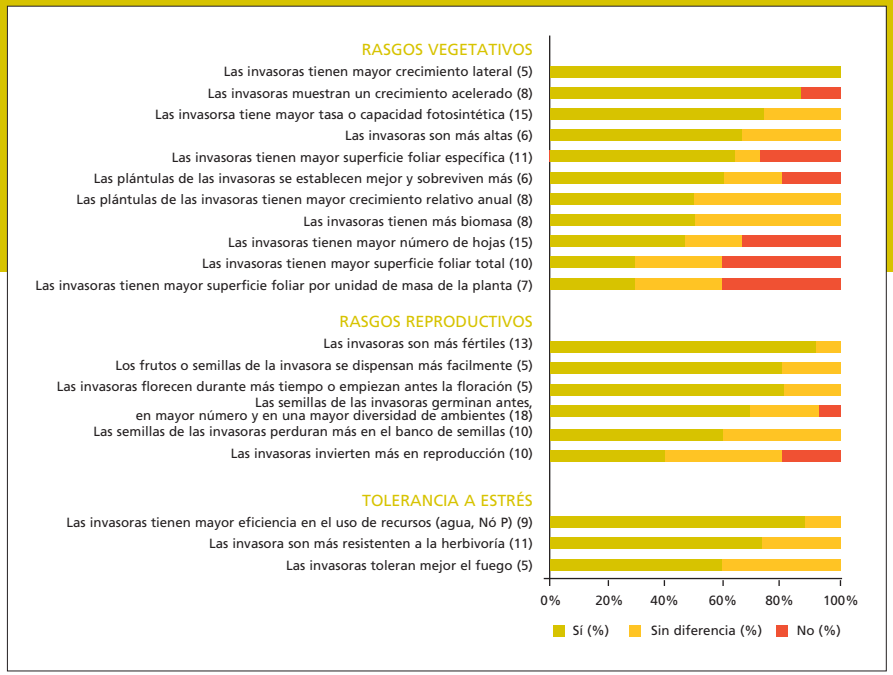


Figura 4.2. Resumen de 59 estudios donde se han comparado características vegetales entre pares de especies filogenéticamente próximas, donde cada par estaba constituido por una especie invasora y una nativa o una exótica con bajo o nulo grado de potencial invasor. Entre paréntesis se señala el número de estudios recopilados para cada rasgo.

Fuente: Elaborado a partir de Pysek y Richardson 2007.

fanerófitos (árboles y arbustos) suelen invadir áreas naturales o seminaturales. Dentro de cada ecosistema, una altura mayor que la de las plantas nativas permite disponer de más cantidad de luz y evitar que el resto de especies con las que compite puedan captarla. Una altura elevada se puede alcanzar más rápidamente gracias a un crecimiento rápido, otro de los rasgos vegetativos que se asocian con el potencial invasor de una planta. A su vez, crecer rápidamente es el resultado de combinar dos rasgos: una elevada tasa fotosintética y una elevada superficie foliar específica. Con respecto al primero, si una planta invasora tiene mayor tasa fotosintética significa que es capaz de fijar y disponer de más carbono que una nativa con la misma cantidad de luz. Este proceso se puede ver optimizado con el segundo rasgo: si una especie invasora posee una elevada superficie foliar por unidad de masa de hoja, puede capturar mucha luz con poca inversión en biomasa foliar. La mayor cantidad de carbono disponible puede emplearse para distintas funciones: crecimiento del tallo o la raíz o bien para incrementar el número de flores o el número y tamaño de los frutos. Sin embargo, la revisión bibliográfica señala que las plantas invasoras utilizan el carbono para crecer más rápidamente, ya que no demuestran una mayor inversión en reproducción, ni tampoco poseen más biomasa total. Por último, cabe señalar que la rapidez con la que crece una planta depende también de su estado ontogenético, habiendo especies invasoras que muestran un rápido crecimiento desde la fase de

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

plántula, mientrás que otras acentúan esa diferencia en la fase de adulto.

Características reproductivas

En cuanto a las características reproductivas, aunque también existen estudios que apuntan en direcciones distintas, las plantas invasoras suelen ser con menor frecuencia dioicas (individuos de un sólo sexo) y con más frecuencia hermafroditas (ambos sexos en un mismo individuo) que las nativas. El hermafroditismo, por ejemplo, evita problemas de fecundación en poblaciones introducidas donde hay un desequilibrio en el *sex ratio*. Por ejemplo, *Ginkgo biloba* es una especie dioica muy utilizada en jardinería. Pero como solo se plantan los machos, debido al olor fétido que desprenden las flores femeninas, la probabilidad de invadir más allá de zonas adyacentes a los parques y jardines es muy escasa.

Por otro lado, las plantas invasoras suelen tener elevados niveles de autopolinización, asegurando así su descendencia y la viabilidad de la población a partir de unos pocos individuos. No obstante, muchas especies invasoras aumentan considerablemente su fertilidad si son polinizadas por animales, principalmente insectos y en menor medida aves. Estas especies polinizadas por animales pueden a su vez competir por los polinizadores con las nativas, llegando a desplazarlas. Es común observar como las plantas invasoras suelen producir abundantes flores ricas en néctar y polen, hecho que provoca disminuciones en las tasas de reproducción de las plantas nativas.

Otra de las características que suelen poseer las plantas invasoras es una fenología de floración y/o de fructificación diferente de los promedios que muestran las nativas. En muchos casos se ha encontrado que la floración de las invasoras es más larga que la de las plantas nativas, lo que puede aumentar su éxito reproductivo. El calendario de floración es una característica muy conservativa que mantienen las plantas invasoras una vez desplazadas de su lugar de origen. En la Península Ibérica, la mayoría de las plantas nativas inician su floración en primavera y terminan en verano, debido a la limitación que impone la sequía estival. Sin embargo, la mayoría de las plantas invasoras provienen de lugares donde no ha existido esa presión evolutiva, y por ello su floración comienza en verano y se alarga hasta el otoño. Este desfase en la floración puede aumentar el éxito reproductivo si, por ejemplo, contribuye a evitar la competencia por los polinizadores, aunque para ello las plantas invasoras deben ser capaces de evitar la sequía estival de alguna forma, por ejemplo asociándose a zonas húmedas naturales (proximidades de rios y pantanos) o artificiales (cunetas de carretera, regadíos).

La dispersión a larga distancia es otra característica que confiere potencial invasor. Este rasgo acelera y facilita la localización de nuevas zonas susceptibles de ser invadidas y difiere entre especies en función del hábitat que invada la planta y del tamaño de la semilla. En zonas perturbadas, principal hábitat invadido en España, las semillas de las plantas invasoras son en general pequeñas y se dispersan a larga distancia por el viento. Esta característica está asociada al tipo de forma de crecimiento de herbáceas anuales o perennes de familias como *Asteraceae* o *Poaceae*. Un caso especial lo constituyen las plantas invasoras ligadas a cultivos. Estas especies son herbáceas estivales de regiones tropicales que en muchos casos no toleran bien la sequía. No poseen ningún mecanismo de dispersión específico que les permita localizar nuevos ambientes favorables. Sin embargo, transportadas involuntariamente entre las semillas para cultivo, el ser humano maximiza el éxito de dispersión a larga distancia de estas plantas invasoras a nuevas zonas agrícolas. Por otra parte, en zonas no perturbadas, el patrón es diferente. En este caso, las plantas invasoras poseen semillas grandes con frutos carnosos, que son comidas y dispersadas por animales.

Una vez dispersadas, las semillas de las plantas exóticas invasoras germinan mejor, más rápidamente y en una mayor

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

diversidad de ambientes, lo que da lugar a una mayor densidad inicial de individuos que les confiere una ventaja competitiva. Durante la fase vegetativa monopolizan antes el espacio y los recursos, lo cual les permite reproducirse mejor y dejar mayor descendencia. Este ciclo se repite a lo largo del tiempo, ya que son más fecundas y sus semillas perduran más, con lo que cada vez la cantidad y densidad de las poblaciones invasoras al inicio de cada estación de crecimiento es mayor. El resultado final es un bucle de retroalimentación que termina por eliminar a las plantas nativas, persistiendo a largo plazo unas pocas especies invasoras dominantes.

Es importante resaltar que aunque se pretende aquí establecer generalidades que se puedan aplicar a una mayoría de especies invasoras, las invasiones, como las especies que las protagonizan, son en su mayoría idiosincrásicas. A menudo, la obtención de características particulares que definen de forma clara el potencial invasor de una planta resulta de estudios detallados de grupos taxonómicos y formas de crecimiento concretos. Un buen ejemplo de ello procede de la comparación de especies invasoras y nativas de pinos. Tres características reproductivas: el tamaño de la semilla, la duración de la edad no reproductiva y el intervalo entre cosechas abundantes, son suficientes para discriminar si una especie de pino puede llegar a ser invasora o no. Será invasora si la especie posee una semilla pequeña y se reproduce abundantemente cada pocos años desde una edad temprana. Estas características no son aplicables a otras especies, pero pueden servir para crear protocolos de actuación que solo permitan la entrada de especies no invasoras de pino en áreas donde este grupo de especies es apreciado por el interés comercial de su madera.

Tolerancia al estrés y a las perturbaciones

Tanto los rasgos vegetativos como los reproductivos de las plantas invasoras están en general encaminados a conferirles ventajas competitivas sobre las especies nativas. Sin embargo, el éxito de una planta invasora en una región mediterránea no se alcanza necesariamente mediante unas tasas de crecimiento o reproducción elevadas si no se es capaz o de tolerar el estrés que supone la sequía estival. Y lo mismo cabría decir sobre la tolerancia al fuego, perturbación común en los ecosistemas ibéricos, y también sobre la capacidad de sobrevivir al ataque de herbívoros y parásitos nuevos.

Numerosos estudios muestran como las plantas invasoras muestran una mayor eficiencia en el uso de los recursos disponibles. Por tanto, no solo acaparan en general más recursos, sino que son capaces de aprovecharlos mejor. Esto les permite invadir tanto ambientes ricos en recursos, donde son más comunes, como zonas pobres o adversas. Muchas veces esa mayor eficiencia es debido a que poseen ciertas características no presentes en la flora nativa. Por ejemplo, la suculencia es un rasgo no presente en la flora española que permite la invasión de zonas naturales extraordinariamente secas y cálidas.

El fuego es una perturbación que no solo es tolerada por ciertas especies invasoras sino que muchas veces resulta más recurrente debido precisamente a la proliferación de la especie invasora. A menudo las especies que invaden ecosistemas mediterráneos o secos son plantas pirófitas (amantes del fuego), que cambian las condiciones del ecosistema en su propio beneficio. Esta característica se encuentra tanto en especies herbáceas (por ejemplo *Hypharrenia hirta*) como leñosas (*Pinus spp*).

La herbivoría puede contrarrestar el crecimiento y frenar la invasión. Sin embargo, en muchos casos las especies invasoras toleran mejor la herbivoría que las nativas. La razón es doble. Por un lado, las plantas invasoras pueden recuperarse más rápidamente tras la eliminación de una parte de la planta por los herbívoros gracias al crecimiento acelerado que muestran. Por otra parte, las especies invasoras son menos atacadas por los herbívoros locales porque poseen compuestos químicos de defensa a los que los herbívoros nativos no están acostumbrados y les resultan desagradables o incluso tóxicos.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Cuadro 4.1. Tipos característicos de plantas invasoras

En este apartado se reflejan brevemente algunos tipos o grupos de especies invasoras muy característicos y diferenciados entre sí, con ejemplos representativos para España. Se ilustra así la diversidad de orígenes y alternativas funcionales en las plantas que se hacen invasoras.

Las **plantas trepadoras** han sido introducidas deliberadamente por su belleza ornamental y su capacidad de cubrir grandes superficies. Son plantas de rápido crecimiento, con una elevada superficie foliar en relación a su biomasa. Son capaces de tapizar el suelo en zonas soleadas desprovistas de vegetación y de cubrir árboles y arbustos ahogando literalmente a la vegetación nativa. Tienen en general polinización entomófila, y reproducción tanto sexual como asexual –ya sea a partir de la cepa madre o de tallos que enraízan en el suelo–. Soportan una sequía moderada y, dependiendo del género, también las temperaturas bajas. En España, los géneros invasores de trepadores más importantes son *Ipomoea* y *Lonicera.*

Las **plantas acuáticas** han sido introducidas por su belleza ornamental y para su uso en acuarios, pero también se introducen involuntariamente mediante embarcaciones y útiles de pesca. Se multiplican a gran velocidad por reproducción vegetativa. Son más invasoras en lagunas o ríos con poca corriente. Son capaces de tapizar la superficie del agua disminuyendo la cantidad de luz que llega a las capas más bajas del ecosistema acuático y disminuyen también la concentración de oxígeno cuando la abundante biomasa generada se descompone. Se propagan bien por canales, acequias y ríos. No son capaces de soportar las temperaturas bajas ni los lugares con poca insolación. Los géneros más conocidos en España son *Azolla* y *Eichhornia*, ambos de procedencia tropical americana.

Las **"plantas ruderales"** o **"malas hierbas"** han sido introducidas, en general, de manera involuntaria, siendo capaces de invadir una gran variedad de ambientes perturbados, desde cultivos de arroz (género *Echinochloa*) hasta zonas de playas arenosas (género *Cenchrus*) pasando por cultivos de secano y regadío (género *Conyza*). Tienen un ciclo de vida muy corto, presentando en algunos casos varias generaciones en un mismo año. La dispersión es generalmente por viento o mediada accidentalmente por el hombre. La mayoría poseen fenología estival, invadiendo con gran eficacia tanto ambientes de cultivos de secano, como colectores de escorrentía de márgenes de carretera. Los orígenes son diversos, pero predominan las que provienen de zonas tropicales y templadas no mediterráneas.

Las **plantas forestales** y de utilidad para restauración de zonas degradadas han sido introducidas por su interés maderero o por la capacidad de modificar ambientes y fijar suelos como dunas y zonas afectadas por incendios. Se pueden diferenciar tres grandes grupos según el origen. Provenientes de Australia: arbustos y árboles de pequeño tamaño, fijadores de nitrógeno pertenecientes al género *Acacia* y los árboles de gran porte pertenecientes al género *Eucalyptus.* Provenientes de América: especies de coníferas como las del género *Pinus.* Y por último, procedentes de Asia: árboles leguminosos de mediano porte, como los del género *Sophora.* Todos ellos se caracterizan por un rápido crecimiento y una gran producción de semillas. Persisten donde se han plantado y se propagan con facilidad a zonas adyacentes.

Las **plantas de jardín** constituyen un amplio y heterogéneo grupo de plantas anuales o perennes, muchas de ellas arbustivas o herbáceas que se han empleado con asiduidad como ornamentales en todo el mundo, dando lugar a multitud de híbridos que escapan de las zonas antropizadas. Alguno de los problemas que generan está asociado con su hibridación con variedades o especies nativas ypueden competir por polinizadores y/o dispersores con la flora local. Muchas especies generan frutos carnosos y llamativos que son dispersados a larga distancia por animales (aves y mamíferos, principalmente). Buenos ejemplos son los géneros *Carpobrotus, Tritonia* y *Vinca.*

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Sciurus carolinensis es una ardilla norteamericana que por suerte todavía no ha llegado a la península. En las islas británicas ha desplazado completamente a la ardilla nativa europea.

Fuente: Fuente: García-Berthou, E.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Plasticidad, un rasgo adecuado para conquistar ambientes nuevos

Uno de los rasgos menos explorados en las plantas invasoras es la plasticidad fenotípica, definida como la habilidad de un genotipo de dar lugar a distintos fenotipos en respuesta a distintos ambientes. Las plantas son organismos sésiles, es decir, no pueden desplazarse a otro lugar si las condiciones ambientales cambian o son desfavorables, por lo que deben aclimatarse al ambiente donde crecen o, de lo contrario, desaparecen. Una elevada plasticidad fenotípica le permite a una planta invasora superar en un corto periodo de tiempo los límites que supone una adaptación con base genética a las nuevas condiciones ambientales del territorio donde ha sido introducida. Un ejemplo donde la plasticidad fenotípica podría resultar muy positiva para que la especie exótica se convierta en invasora lo representa la especie *Lantana camara*. Existen más de 650 variedades de esta especie que están en la actualidad invadiendo más de 60 países, entre ellos España (islas Canarias). Cada variedad de esta especie es capaz de modificar sus características morfológicas y fisiológicas para invadir numerosos hábitats con condiciones ambientales tan diferentes como el sotobosque tropical, las zonas abiertas de pasto para ganado o los suelos volcánicos desnudos. En general, se hipotetiza que la plasticidad de las plantas invasoras es mayor en aquellas especies que poseen rangos de distribución amplios en sus regiones de origen. La razón es que esa misma plasticidad fenotípica que poseen les posibilita vivir en diferentes ambientes y les confiere ventajas a la hora de invadir lugares nuevos. Sin embargo, este planteamiento no siempre funciona. Un caso interesante lo constituye la invasión de *Rhododendrum ponticum* subsp. *baeticum* en Europa. Esta subespecie, nativa en el sur de España, tiene un rango de distribución pequeño, encontrándose solo en ciertos bosques riparios muy umbrosos del sur de Andalucía. Su reducida distribución puede indicar que necesita unas características ambientales muy determinadas, fuera de las cuales no puede sobrevivir. Sin embargo, en amplias regiones costeras de Europa, donde la sequía estival no es un factor limitante, esta especie es una invasora exitosa. Su éxito se debe no sólo a su notable capacidad de reproducirse, tanto sexual como asexualmente, sino también a la elevada plasticidad fenotípica de las poblaciones del centro de Europa en las características fisiológicas y morfológicas de sus hojas. Rasgos como una elevada variabilidad del tamaño de la hoja o del contenido en clorofilas permiten a esta subespecie de rododendro captar mejor la luz en diferentes ambientes y ser más competitivo que las especies nativas.

Por otra parte, la plasticidad fenotípica puede incrementarse mediante la hibridación entre especies o variedades, de forma que no solo el vigor sino también la capacidad de aclimatarse a ambientes nuevos incrementa. Esto se aplica a muchas variedades de jardinería resultantes de múltiples cruces inducidos para combinar rasgos como un mayor crecimiento, una facilidad de germinación o una elevada fecundidad, que da lugar a muchas y vistosas flores, como en el ejemplo del citado rododendro, pero también incrementa el potencial invasor de los ejemplares que escapan de parques y jardines. Además, se han descrito numerosos híbridos de gran potencial invasor resultantes de la combinación natural entre una planta invasora y una nativa, ambas relacionadas filogenéticamente. Ejemplos de estos híbridos invasores son especies de los géneros *Spartina,* a lo largo de la costa occidental europea, o *Carpobrotus* en California.

Conclusiones

El estudio de las características de las plantas invasoras es relativamente nuevo y está en pleno desarrollo. Existen numerosos rasgos que otorgan potencial invasor a las plantas exóticas, pero intentar obtener unos pocos que

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

establezcan un retrato robot universal de la planta invasora perfecta no es factible. Esto es debido simplemente a que no hay una estrategia común entre todas las plantas que llegan a ser invasoras, ni la misma estrategia es adecuada para vivir en todos los ecosistemas. Por tanto, las invasiones vegetales dependen tanto de las características de la planta invasora como del ecosistema invadido. Las características que confieren potencial invasor están a su vez influidas por sus rasgos biológicos y ecológicos. Los rasgos vegetativos, reproductivos y de tolerancia a distintos tipos de estrés que confieren potencial invasor están determinados por el lugar de origen donde ha evolucionado la especie, por el grupo filogenético al que pertenece, por su forma de crecimiento y por su capacidad de modificar estos rasgos en respuesta al ambiente (plasticidad fenotípica). Derivado de todo este conocimiento resulta necesario crear protocolos de actuación que limiten la entrada y expansión de plantas que tienen características claramente relacionadas con la capacidad invasora.

Referencias

Cadotte, M.W.; Murray, B.R.; Lovett-Doust, J. (2006a). "Ecological patterns and biological invasions: Using regional species inventories in macroecology". *Biological Invasions* 8:809-821.

Cadotte, M.W.; Murray, B.R.; Lovett-Doust, J. (2006b). "Evolutionary and ecological influences of plant invader success in the flora of Ontario". *Ecoscience* 13:388-395.

Funk, J.L.; Vitousek, P.M. (2007). "Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems". *Nature* 446:1079-1081.

Hamilton, M.A. et al. (2005). "Life-history correlates of plant invasiveness at regional and continental scales". *Ecology Letters* 8:1066-1074.

Larson, D.L.; Royer, R.A.; Royer, M.R. (2006). Insect visitation and pollen deposition in an invaded prairie plant community. *Biological Conservation* 130:148-159.

Niinemets, U.; Valladares, F.; Ceulemans, R. (2003). "Leaf-level phenotypic variability and plasticity of invasive Rhododendron ponticum and non-invasive Ilex aquifolium co-occurring at two contrasting European sites". *Plant Cell and Environment* 26: 941-956.

Pysek, P.; Richardson, D.M. (2007). "Traits associated with Invasiveness in Alien Plants: Where Do we Stand?", Nentwig, W. (ed). *Biological Invasions,* vol. 193. Springer-Verlang Berlin Heidelberg.

Rejmanek, M.; Richardson, D.M. (1996). "What attributes make some plant species more invasive?". *Ecology* 77: 1655-1661.

Richardson, D.M.; Pysek, P. (2006). "Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility". *Progress in Physical Geography* 30: 409-431.

Sanz Elorza, M.; Dana Sánchez, D; Sobrino Vesperinas, E (2004). *Atlas de las Plantas Alóctonas Invasoras en España.* Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.

Strauss, S.Y.; Webb, C.O.; Salamin, N. (2006). "Exotic taxa less related to native species are more invasive". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 5841-5845.

Thompson, K.; Hodgson, J.G.; Grime, J.P.; Burke, M.J.W. (2001). "Plant traits and temporal scale: evidence from a 5-year invasion experiment using native species". *Journal of Ecology* 89: 1054-1060.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Daniel Sol

5. ¿Existen los buenos invasores?

El problema de los animales para sobrevivir en nuevos ambientes

En 1890, alrededor de cincuenta estorninos procedentes de Inglaterra fueron liberados en el Central Park de Nueva York. La introducción formaba parte de un proyecto más "ambicioso" que pretendía introducir en Norteamérica todas las especies de aves citadas en los libros del escritor inglés William Shakespeare. Aunque el estornino aparece citado en un único fragmento del libro Enrique IV, esta breve mención fue razón suficiente para introducir la especie en el "nuevo mundo". Después de la introducción, el estornino empezó a expandirse, primero de forma lenta y posteriormente de forma muy rápida, y a finales de 1970 ya había invadido la mayor parte del continente (figura. 5.1). Hoy en día el estornino pinto es una de las especies más abundantes y ampliamente distribuidas de toda Norteamérica.

Casos como el del estornino en América han intrigado desde hace tiempo a los científicos: ¿cómo es posible que una especie exótica, que viene de un lugar lejano y que no ha tenido oportunidad de adaptarse a la región de introducción, pueda establecerse e incluso llegar a ser más abundante que especies nativas que han tenido mucho más tiempo para adaptarse? Solucionar esta paradoja es importante, ya que las invasiones biológicas son uno de los procesos más fundamentales y menos comprendidos en ecología. Además, identificar los factores que explican el éxito de las

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Figura 5.1. Expansión del estornino pinto *(Sturnus vulgaris)* en Norteamérica.

Fuente: Sol, D.

invasiones nos puede ayudar a prevenir situaciones en las que existe el riesgo de que una especie se establezca y produzca impactos ecológicos, económicos y/o sanitarios en el lugar de introducción. En este capítulo revisaremos las distintas explicaciones que se han propuesto para solucionar la paradoja de las invasiones en el caso de los animales.

La mayoría de introducciones fracasan

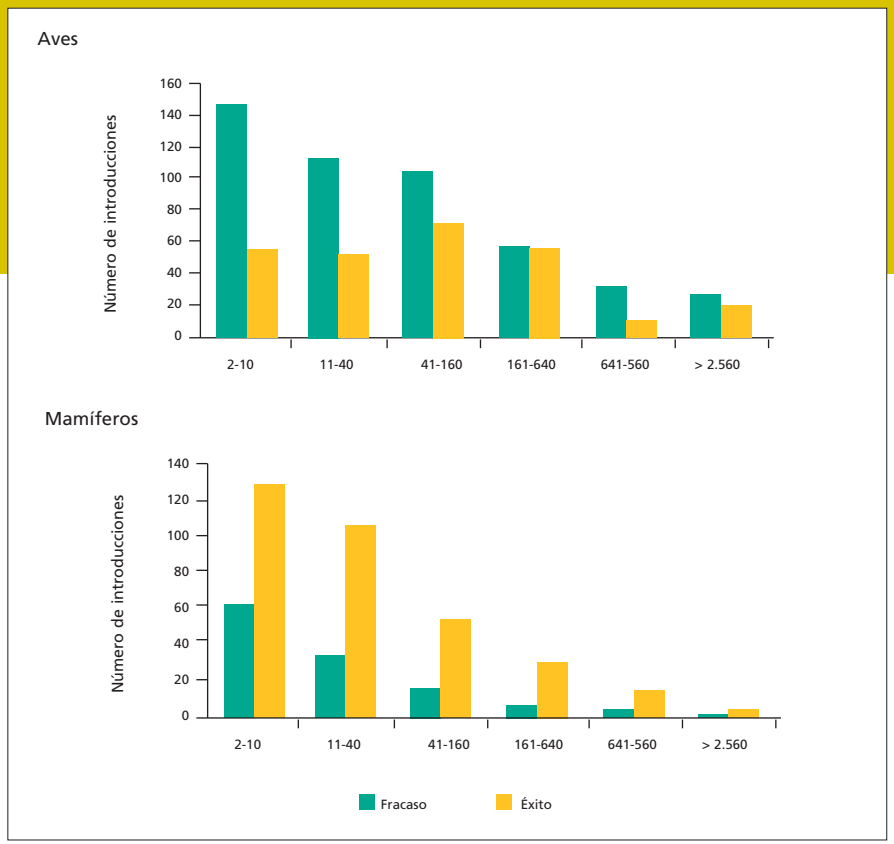
La paradoja de las invasiones no resulta tan paradójica cuando se constata que, en realidad, la mayor parte de las introducciones de animales tienen poco éxito. En aves, por ejemplo, tan solo 305 de las más de 800 introducciones documentadas en los últimos 300 años han resultado en el establecimiento de una población persistente en la región de introducción. Sobrevivir y reproducirse en nuevos ambientes parece difícil para la mayoría de las especies.

A estas dificultades hay que añadir el hecho de que, a menudo, las poblaciones de especies exóticas se originan a partir de un número reducido de individuos (figura 5.2). En el caso de las aves, en el 49% de introducciones para las cuales existe información, se liberaron menos de cincuenta individuos. Según la categorización de la IUCN, una especie con un tamaño de población de menos de cincuenta individuos está en grave peligro de extinción. En general, las poblaciones fundadoras pequeñas son particularmente vulnerables a la extinción por razones diversas y no siempre obvias. Por un lado, un tamaño pequeño de población implica una reducción en variación genética, que a su vez limita la capacidad de adaptación de la población al nuevo entorno. Por otro lado, las poblaciones pequeñas son más vulnerables a la extinción por factores estocásticos, ya sean ambientales (por ejemplo, condiciones climatológicas extremas), demográficos (por ejemplo, variación al azar en la proporción de sexos, que puede llevar a una población formada exclusivamente por hembras o machos) o genéticos (por ejemplo, reducción de la viabilidad de los individuos por consanguinidad). El gorrión común, por ejemplo, fue introducido en las Bahamas a finales del siglo XIX, y se extinguió a causa de un huracán que azotó el Caribe en 1909.

Pero, a pesar de las dificultades, algunos animales son capaces de establecerse en nuevas regiones incluso cuando se originan a partir de pocos individuos. Un caso extremo es el de la población de macacos de cola larga (*Macaca fascicularis*) de la isla de Palau, que se originó a partir de la

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Figura 5.2. Número de éxitos y fracasos en introducciones de aves y mamíferos en función del número de individuos liberados.
Fuente: Sol et al. (2005; en preparación).



introducción de dos únicos individuos. En la siguiente sección analizaremos cómo es posible que las especies exóticas, cuyas poblaciones se originan generalmente a partir de unos pocos individuos y que presentan poca variación genética, puedan llegar a establecerse en lugares a los que no están plenamente adaptados y en los que ya existen otras especies que han tenido mucho más tiempo para adaptarse. Para abordar este problema, primero examinaremos como interaccionan las especies exóticas con las especies nativas en las regiones de introducción.

Competencia y resistencia biótica de la comunidad

Desde que Elton propuso la hipótesis de que las comunidades ricas en especies ofrecen más resistencia a los invasores, la competencia entre especies invasoras y nativas ha sido considerada un proceso clave para entender las invasiones biológicas.

Esta percepción ha llevado a proponer que quizás la característica que mejor definiría a los buenos invasores sería el carácter agresivo y la capacidad de desplazar a las especies nativas cuando los recursos son limitantes. Aunque la agresión puede explicar el éxito de algunas especies invasoras, su importancia general para entender el éxito de invasión aún no está clara. El ser agresivo solo tendría ventajas si la

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

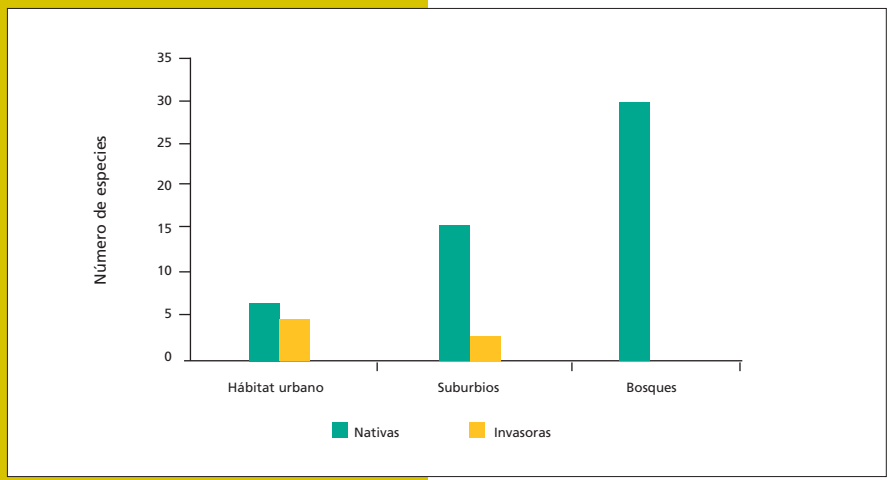


Figura 5.3. Distribución de aves nativas e invasoras a lo largo de un gradiente de urbanización en el sureste de Australia.
Fuente: Sol, D.

competencia con especies con requerimientos ecológicos parecidos limitara el éxito de las especies introducidas en estas regiones. Esta predicción, sugerida por Darwin en *El origen de las especies*, recibe cierto apoyo en plantas, pero no se cumple en animales. En peces de agua dulce, por ejemplo, el parentesco filogenético con especies nativas no explica el éxito o fracaso de las especies que han sido introducidas en nuevas regiones.

Un problema de la hipótesis de la competencia es que, en realidad, las especies invasoras y las especies nativas a menudo se segregan en hábitats distintos y, por tanto, raramente interaccionan en la naturaleza. Salvo algunas excepciones, las especies exóticas suelen concentrarse en hábitats perturbados, en donde las especies nativas son escasas, pero raramente utilizan los hábitats más naturales en donde las especies nativas son más abundantes. En el sureste de Australia, por ejemplo, las aves introducidas son frecuentes en hábitats urbanos, escasean en los suburbios y están ausentes en los bosques nativos, en donde se encuentra la mayor diversidad de especies nativas (figura 5.3). Incluso entre las hormigas, en las que la competencia se considera un proceso importante para la organización de las comunidades, la mayor parte de especies introducidas permanecen confinadas en hábitats perturbados. Se desconoce si el poco éxito de las especies invasoras en hábitats más naturales se debe a la mayor resistencia biótica de estos hábitats o a una preferencia por hábitats perturbados, pero el caso es que la superioridad competitiva no ofrece una explicación general para la paradoja de las invasiones.

Adaptación a hábitats perturbados

Si las especies invasoras no necesitan ser mejores competidoras que las especies nativas para establecerse en nuevos lugares, ¿a qué se debe su éxito? La alternativa a la hipótesis de la competencia es la hipótesis de la adaptación a la perturbación, que

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Figura 5.4. En el sureste de Australia, las tres especies más abundantes en hábitats urbanos son introducidas: A. paloma urbana *(Columba livia)*; B. mina común *(Acridotheres tristis)*; y C. gorrión común *(Passer domesticus)*.

Fuente: Sol, D.

propone que las especies invasoras se adaptan mejor a los hábitats perturbados. Como ya se ha comentado, la mayoría de los animales exóticos se concentran en ambientes perturbados, principalmente hábitats urbanos o agrícolas. Estos hábitats ofrecen buenas oportunidades ecológicas para los animales, pero muchas especies nativas parecen incapaces de aprovecharlas. Liberadas de competidores, depredadores, parásitos y patógenos, las especies invasoras pueden aumentar en número y llegar a ser muy abundantes en estos hábitats. En el sureste de Australia, por ejemplo, las tres especies de aves más abundantes en hábitats urbanos son especies exóticas (figura 5.4.). La cuestión es ¿por qué las especies invasoras pueden sobrevivir y reproducirse en hábitats perturbados, y muchas especies nativas no? Las dificultades que tienen los animales para adaptarse a nuevos ambientes se analizan en la siguiente sección.

Nichos ecológicos, picos adaptativos y el problema de adaptarse a nuevos ambientes

En la naturaleza, los organismos se organizan en nichos ecológicos, es decir, ocupan distintos hábitats y utilizan de forma diferente los recursos que estos ofrecen. Para explotar sus nichos ecológicos, las especies han desarrollado una gran variedad de atributos fenotípicos. En las aves, por ejemplos, encontramos una gran variedad de morfologías de pico, cada una ajustada al tipo de recurso que la especie utiliza más frecuentemente. La asociación que existe entre el fenotipo de los organismos y su ecología es el resultado de un proceso al que Charles Darwin llamó “selección natural”, a través del cual los individuos cuyos fenotipos funcionan mejor a la hora de resolver los problemas con los que se enfrentan, como por ejemplo el de obtener alimento, sobreviven y se reproducen mejor y, por tanto,

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

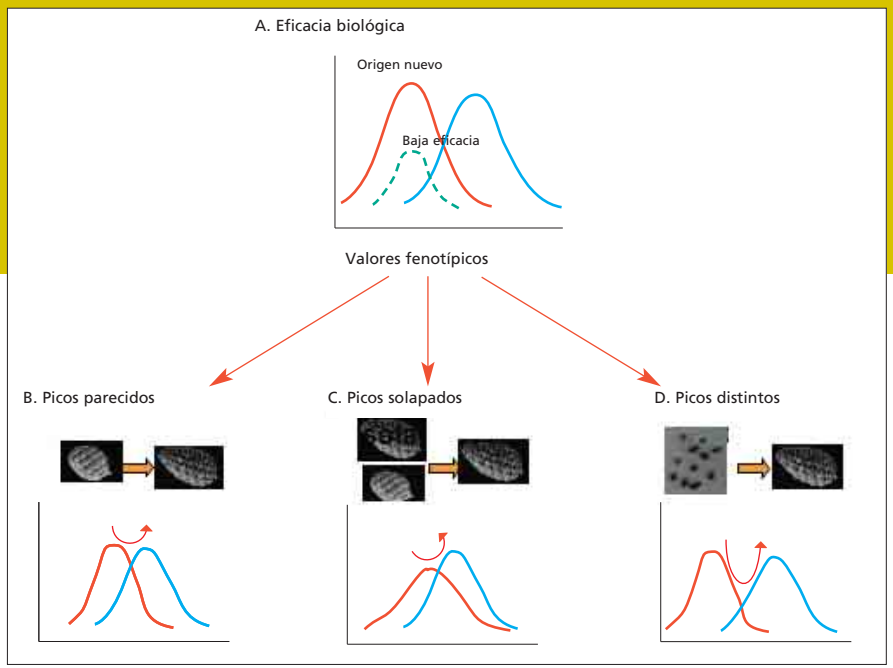


Figura 5.5. Modelo de superficies adaptativas para ilustrar los distintos escenarios que puede encontrar una especie a la hora de invadir un nuevo nicho ecológico, en este caso la adopción de un nuevo alimento. Las líneas rojas y azules representan, respectivamente, el pico adaptativo (región que define la máxima eficacia biológica de la población) en el lugar de origen y en el lugar de introducción. La línea verde discontinua representa la eficiencia de los fenotipos de la población fundadora a la hora de explotar cada tipo de alimento. Debido a que las especies están adaptadas a su nicho ancestral, la adopción de un nuevo tipo de alimento casi siempre conlleva una reducción de la eficiencia y, en consecuencia, de la eficacia biológica de los individuos (i.e. el número de descendientes que se reproducen en la siguiente generación se reduce). No obstante, la reducción en eficacia biológica variará en función de si los picos adaptativos son parecidos, están solapados o son muy distintos. La reducción en eficacia biológica será máxima cuando los picos adaptativos sean muy distintos. En estas circunstancias, la población solo podrá sobrevivir si existe una respuesta evolutiva o la especie presenta suficiente plasticidad para ajustar su fenotipo a las nuevas condiciones.

Fuente: Sol, D.

aumentan en la siguiente generación. Con el tiempo, las poblaciones se adaptan a su nicho ecológico, y decimos que ocupan picos adaptativos diferenciados (figura 5.5.A).

El problema viene cuando los organismos tienen que invadir nuevos nichos ecológicos, ya que la adaptación al nicho ancestral puede limitar el éxito en otros nichos. Para sobrevivir y reproducirse en un nuevo ambiente, la especie tiene que enfrentarse a nuevas condiciones, encontrar recursos que no estén monopolizados por otras especies y evitar el efecto de los depredadores, parásitos y patógenos. Dado que las adaptaciones que han evolucionado en un contexto a menudo no funcionan bien en otros contextos (principio del "trade-off"), es probable que muchas de las adaptaciones que la especie ha desarrollado en su nicho ancestral no sean eficientes para resolver los problemas planteados por un nicho nuevo. Podemos imaginar, por ejemplo, una especie morfológicamente adaptada para abrir cierto tipo de piñas, frecuentes en su región de origen. Si

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

esta especie se introduce en un lugar donde las piñas son distintas (por ejemplo, son más grandes y duras), los individuos serán menos eficientes a la hora de extraer los piñones y tendrán más problemas en obtener la energía y materia necesarias para sobrevivir. Si en el nuevo lugar no hay piñas, la especie se verá forzada a utilizar otros tipos de alimentos y las consecuencias serán peores e incluso ocasionar la muerte de los individuos.

Utilizando la metáfora de las superficies adaptativas (figura 5.5.A), una especie que invade un nuevo nicho ecológico se encuentra con la necesidad de desplazarse de su pico adaptativo ancestral (en donde su eficacia biológica es máxima) a un pico adaptativo nuevo. El problema es que, para desplazarse entre estos picos adaptativos, la población tiene que cruzar una región de baja eficacia biológica, en donde el riesgo de extinción es muy elevado. Si el nuevo nicho ecológico es muy distinto al ancestral y la población no tiene suficiente variación genética, situaciones que son habituales en las invasiones biológicas, la probabilidad de extinción es todavía más elevada. No sorprende, por tanto, constatar que la conservación del nicho a lo largo de la historia evolutiva de los linajes es un fenómeno común en la naturaleza.

Sin embargo, el éxito de ciertas especies invasoras en nichos ecológicos muy distintos del ancestral nos demuestra que cruzar entre picos adaptativos es posible. En Israel, por ejemplo, gran parte de los bosques nativos fueron cortados entre finales del siglo XIX y principios del XX, y reemplazados por pinos de Jerusalén. Este nuevo hábitat ofrece un recurso a priori interesante para los animales de la región, los piñones que contienen las piñas, pero la rata negra es uno de los pocos animales que ha sido capaz de beneficiarse de esta oportunidad ecológico e invadir este nuevo nicho ecológico. ¿Cómo consiguen las especies invasoras sobrevivir en nuevos nichos ecológicos? La teoría evolutiva propone dos posibilidades para tener éxito en hábitats perturbados: pre-adaptaciones específicas a estos hábitats o adaptaciones generales para sobrevivir y reproducirse en una gran variedad de ambientes.

Pre-adaptaciones a hábitats perturbados

A priori, una especie no debería encontrar excesivas dificultades en escalar un nuevo pico adaptativo si este es muy parecido al que ocupaba en su región de origen (figura 5.5.B). La idea, a la que Mark Williamson llama la hipótesis del "climate matching", es simple: si una especie se introduce en un lugar con características parecidas a las de su región de origen, la especie estará "pre-adaptada" al nuevo nicho y por tanto la probabilidad de éxito será mayor. La hipótesis del "climate matching" podría explicar el éxito de algunas especies animales. Entre los mamíferos introducidos en Australia, por ejemplo, las especies que procedían de regiones climáticas parecidas a las del lugar de introducción han tenido mayor éxito que aquellas procedentes de climas distintos. En hormigas, las especies con mayor éxito invasor ocupan regiones con climas muy parecidos a los de sus lugares de origen.

Aunque la hipótesis del "climate matching" se centra explícitamente en el clima, la coincidencia en otros factores ambientales también parece tener importancia para entender el éxito algunas especies invasoras en hábitats perturbados. En aves, las especies que en su región de origen ocupan los ambientes más perturbados (hábitats urbanos) presentan mayor éxito de invasión cuando se introducen en regiones fuera de su distribución natural. Dado que la mayor parte de introducciones de aves han sido en ambientes perturbados, la conclusión es que estas especies estarían pre-adaptadas a sobrevivir y reproduirse en estos tipos de hábitats. No está muy claro cuales serían estas pre-adaptaciones, pero es probable que tengan que ver con la capacidad de encontrar recursos apropiados en hábitats perturbados.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Amplitud de nicho	Agresividad
Flexibilidad de comportamiento	Comportamiento migratorio
Comportamiento social	Selección sexual
Asociación con humanos	Longevidad
Tasa de reproducción	Tamaño
Tipo de nido	Nivel trófico

Tabla 5.1. Características que podrían afectar a la capacidad invasora de los animales.
Fuente: Sol (2007).

La hipótesis del "climate matching", en su versión más general, que también incluye otros componentes ambientales además del clima, nos ayuda a entender el éxito de algunas especies que han sido introducidas en nuevos lugares. Sin embargo, esta hipótesis no explica casos como el de la rata negra en Israel, en donde el nicho original y nuevo difieren en gran medida.

¿Realmente existen los buenos invasores?

Hasta ahora hemos asumido que existían especies que podríamos llamar "buenas invasoras", es decir, especies con una gran capacidad para sobrevivir y reproducirse bajo condiciones ambientales diversas. Pero, ¿existen realmente los "buenos invasores"? Esta cuestión puede parecer trivial pero en realidad no lo es. El hecho de que algunas especies hayan tenido éxito en la mayor parte de las introducciones que han protagonizado no indica necesariamente que sean buenas invasoras. Simplemente puede reflejar que las especies se han introducido en hábitats particularmente favorables, como sugiere la hipótesis del "climate matching". La paloma urbana (*Columba livia*), por ejemplo, ha sido introducida con éxito en muchas regiones del planeta, pero se concentra exclusivamente en hábitats humanizados y ha sido incapaz de expandirse a hábitats más naturales. Por tanto, su éxito se explica por su adaptación a hábitats urbanos, y no por una habilidad general de la especie a la hora de invadir nuevos ambientes.

Existen otros casos, sin embargo, en donde el éxito de la especie no se puede atribuir meramente a que haya sido introducida en hábitats particularmente favorables. En Nueva Zelanda, por ejemplo, el mirlo (*Turdus merula*) se ha establecido con éxito en una gran variedad de hábitats, incluyendo ciudades y hábitats agrícolas, pero también bosques nativos. Si realmente existen diferencias en la capacidad "general" de los animales a la hora de invadir nuevos ambientes, nos podemos preguntar ¿qué atributos determinan que algunas especies sean buenas invasoras?

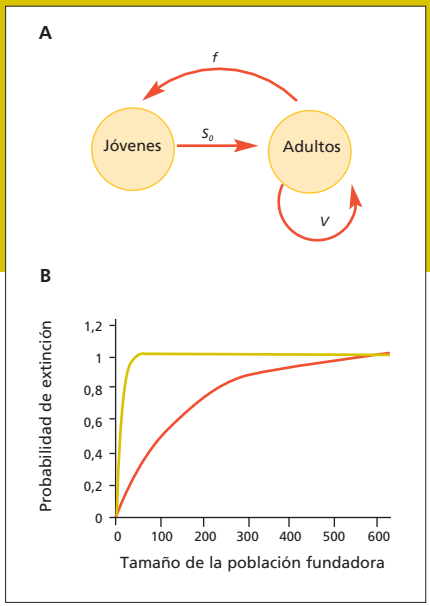
Buscando las características de los buenos invasores

En la literatura sobre invasiones uno puede encontrar multitud de características que se han propuesto

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Figura 5.6. Las especies de vida larga son menos vulnerables a la estocasticidad demográfica, según los modelos demográficos. (A) Modelo estocástico en que se consideran dos clases de edad (jóvenes y adultos) y tres parámetros demográficos (S_o = tasa de supervivencia de los jóvenes, V = tasa de supervivencia de los adultos y f = tasa de reproducción de los adultos) que varían al azar. (B) Simulaciones (n = 1000) para una especie de vida larga (línea roja) y otra de vida corta (línea amarilla) que ilustran que la probabilidad de extinción es menor cuando la especie introducida es de vida larga.

Fuente: Piñol, R y Sol,D; en preparación.



para explicar las diferencias que existen entre buenos y malos invasores (tabla 5.1). No obstante, muchas de estas características no explican el porqué algunas especies son "buenas" invasoras, sino el porqué otras especies son "malas" invasoras. Un ejemplo es la hipótesis de la selección sexual. Según esta hipótesis, las especies que han sido seleccionadas sexualmente durante su historia evolutiva serían malas invasoras, entre otras razones por los costes de producir y mantener caracteres sexuales secundarios (como la cola larga del pavo real) que son útiles para encontrar pareja, pero que suponen un "handicap" a la hora de sobrevivir en un nuevo ambiente. Aunque la hipótesis de la selección sexual nos informa de las causas del poco éxito de invasión de algunas especies, no nos dice nada del porqué otras especies son tan buenas invasoras.

Otras características que típicamente se asocian con una elevada capacidad invasora son los rasgos de vida, aunque en este caso las predicciones son más confusas. Para algunos autores, los buenos invasores se caracterizarían por poseer un gran potencial reproductor, lo que favorecería un crecimiento rápido de la población y reduciría el tiempo en que la población es más vulnerable a la extinción por factores estocásticos. Para otros autores, no es el potencial reproductor sino la longevidad de la especie la que favorecería el éxito de invasión. Con modelos demográficos simples se puede demostrar que bajo las mismas condiciones, una especie de vida larga es menos vulnerable a la extinción por factores estocásticos que una especie de vida corta (figura 5.6.). Con independencia del mecanismo, parece razonable pensar que los rasgos de vida puedan afectar al potencial invasor de las especies. Sin embargo, estos atributos tampoco nos explican como los organismos son capaces de sobrevivir en nuevos nichos ecológicos, que es lo que en primera instancia determina el éxito o fracaso de las introducciones.

Llegados a este punto, nos podemos preguntar si realmente existen

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

propiedades de las especies que faciliten la invasión de nuevos nichos ecológicos. Si realmente existen estas adaptaciones, es probable que no sean muchas, ya que, como se ha comentado anteriormente, es improbable que las adaptaciones de los organismos funcionen bien en todos los contextos. No obstante, la teoría ecológica sugiere dos adaptaciones que facilitarían la persistencia de los animales en una gran diversidad de ambientes: el generalismo ecológico y la plasticidad fenotípica.

Generalismo ecológico y éxito de invasión

Una especie puede cruzar más fácilmente entre dos picos adaptativos si estos se solapan en gran medida (figura 5.5.C). Esto puede suceder cuando la especie presenta un nicho ecológico amplio en su región de origen, una idea que se conoce como la hipótesis de la amplitud de nicho. La lógica de la hipótesis es que si una especie posee un nicho ecológico amplio (por ejemplo, utiliza una gran variedad de recursos alimentarios), entonces es más probable que encuentre recursos apropiados en el lugar de introducción y, por tanto, que se establezca con éxito. La hipótesis de la amplitud de nicho parece explicar el éxito de algunos invasores (figura 5.7, gráficos superiores). En aves y mamíferos, las especies que en su región de origen ocupan una variedad mayor de hábitats tienden a tener más éxito de invasión que aquellas con requerimientos más especializadas. En hormigas, por otro lado, las especies con mayor éxito de invasión se caracterizan por poseer dietas omnívoras.

La amplitud del nicho ecológico no solo depende de los recursos que una especie puede utilizar, sino también de las condiciones ambientales que esta puede tolerar. En peces de agua dulce, la tolerancia a una gran variedad de condiciones ambientales parece ser un aspecto fundamental del éxito invasor de algunas especies. En particular, las especies que toleran un rango amplio de temperaturas y salinidad tienen más éxito, cuando se introducen en nuevas regiones, que las especies con rangos estrechos de tolerancia a estos dos factores.

Plasticidad fenotípica y respuesta a nuevos retos ecológicos

Pero, ¿qué pasa en casos como el de la rata negra en Israel, en donde el nuevo pico adaptativo ni es parecido al pico original de la especie, ni se solapa con éste (figura 5.5.D)? ¿Es posible que exista alguna adaptación de los animales que facilite la invasión de nichos muy distintos al nicho ancestral de la especie? Esta adaptación existe y recibe el nombre de plasticidad fenotípica.

La plasticidad fenotípica es la capacidad que tienen algunos organismos de expresar distintos fenotipos en distintos contextos ecológicos y, por tanto, se considera una de las principales adaptaciones de los organismos a los cambios. En animales, la flexibilidad de comportamiento parece particularmente importante en el contexto de las invasiones. Mediante el aprendizaje, los animales pueden modificar su comportamiento y desarrollar respuestas a muchos de los problemas que una especie encuentra en una nueva región, como encontrar fuentes alternativas de alimento, acomodar la reproducción a las nuevas condiciones ambientales o desarrollar respuestas a nuevos depredadores. El papel central de la flexibilidad de comportamiento ha sido confirmado empíricamente, mediante estudios comparativos, en aves y mamíferos. Estos estudios indican que las especies con cerebros más grandes y mayor plasticidad de comportamiento sobreviven mejor, cuando son introducidas fuera de su región de origen, que las especies con cerebros más pequeños y comportamiento menos flexibles (figura 5.7, gráficos inferiores).

La flexibilidad de comportamiento explica la superioridad de las ratas negras a la hora de invadir regiones

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

repobladas con pinos de Jerusalén. La rata es la única especie que ha desarrollado la técnica necesaria para explotar su principal recurso, las semillas que contienen las piñas. Experimentos de laboratorio han demostrado que esta técnica ha sido desarrollada por algunos individuos mediante aprendizaje y adoptada por los otros individuos a través de transmisión cultural.

Un número creciente de evidencias sugieren que, en general, explorar nuevas oportunidades ecológicas y aprender nuevos comportamientos es particularmente ventajoso para invadir hábitats perturbados, en donde el éxito depende en buena medida del carácter oportunista de la especie. En Australia, la urraca australiana (*Gymnorhina tibicen*) se alimenta principalmente de invertebrados pero raramente depreda sobre aves. Sin embargo, en Nueva Zelanda, en donde la especie fue introducida a finales del siglo XIX para el control de plagas agrícolas, las aves se han convertido en un recurso importante para la especie.

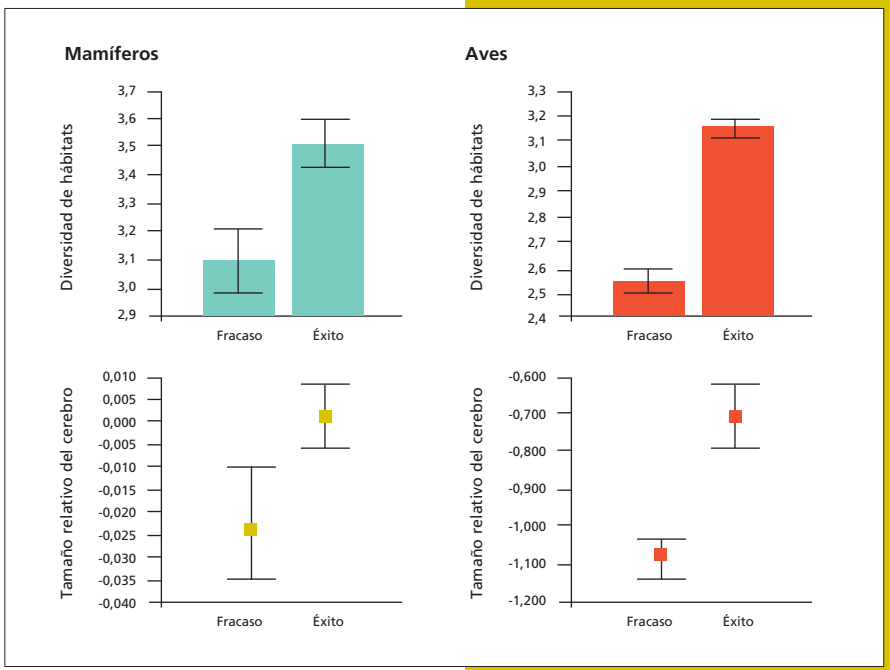


Figura 5.7. Éxito de invasión en relación al generalismo ecológico (número de hábitats que utiliza la especie en su región de origen; gráficos superiores) y flexibilidad de comportamiento (medido como el tamaño del cerebro en relación al tamaño del cuerpo; gráficos inferiores) en mamíferos y aves.

Fuente: Sol et al. (2005; en preparación).

Resolviendo la paradoja de las invasiones

En este capítulo nos hemos preguntado como es posible que especies que no han tenido oportunidad de adaptarse a un lugar puedan establecerse e incluso llegar a ser más abundante que especies que llevan mucho más tiempo viviendo en la región. Aunque aún hay aspectos importantes que no son bien comprendidos, en los animales el éxito de las especies invasoras parece relacionarse principalmente con una gran capacidad de adaptación a hábitats perturbados, en donde las especies nativas son escasas. Esta capacidad de adaptación vendría definida por pre-adaptaciones específicas a estos hábitats y/o por adaptaciones a nuevas condiciones en general, como la plasticidad ecológica y fenotípica, que

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

facilitarían la supervivencia de los individuos en nuevos nichos ecológicos.

Sobrevivir y reproducirse en la nueva región es el primer paso en el proceso de invasión, pero es solo la mitad de la historia. Una vez establecida, el éxito de la especie a largo plazo dependerá de que la población aumente en número y expanda su área de distribución. Sabemos que algunas especies, como el estornino o la rata negra, presentan una capacidad de expansión superior al de otras especies, pero aún no entendemos muy bien las causas. ¿Existen características de las especies que favorecen la expansión? Si estas características existen, ¿son las mismas que favorecen el establecimiento? ¿Qué papel juegan los cambios evolutivos en la expansión de la población? ¿Por qué muchas especies invasoras no penetran en hábitats naturales? Responder a éstas y a otras preguntas no es tarea fácil, pero resulta imprescindible si queremos algún día llegar a entender qué es lo que convierte a algunas especies en buenas invasoras.

Referencias

Duncan, R.P.; Blackburn, T.M.; Sol, D. (2003). "The ecology of avian introductions". *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 34: 71-98.

Elton, C.S. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants.* University Chicago Press, Chicago.

Forsyth, D.M.; Duncan, R.P.; Bomford, M. et al (2004). "Climatic suitability; life-history traits; introduction effort; and the establishment and spread of introduced mammals in Australia". *Cons Biol* 18: 557-569.

Holway, D.A.; Lach, L.; Suárez, A.V. et al (2002). "The causes and consequences of ant invasions". *Ann Rev Ecol Syst* 33: 181-233.

Kolar, C.K.; Lodge, D.J. (2002). "Ecological predictions and risk assessment for alien fishes in North America". *Science* 298: 1233-1236.

Price, T.D. (2007). *Speciation in birds. Roberts and Company Publishers.*

Sax, D.F.; Brown, J.H. (2000). "The paradox of invasion". *Global Ecol. Biog.* 9: 363-371.

Sol, D. (2007). "Do successful invaders exist? Pre-adaptations to novel environments in terrestrial vertebrates". En W. Nentwig (ed). *Biological Invasions. Ecological Studies*; Springer; Heidelberg.

Sol, D.; Duncan, R.P.; Blackburn, T.M. et al (2005). "Big brains, enhanced cognition; and response of birds to novel environments". *Proc Natl Acad Sci USA 102*: 5460-5465.

Terkel, J. (1996). "Cultural transmission of feeding behavior in the black rat (*Rattus rattus*)". En: Heyes, C.M.; Galef, B.G. (eds.). *Social learning in animals: the roots of culture.* Academic Press; San Diego.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Anna Traveset, Carolina Morales, Manuel Nogales,
Benigno Padrón e Ignasi Bartomeus

6. Los mutualismos facilitan las invasiones y las invasoras impactan sobre los mutualismos nativos

Introducción

Un número creciente de estudios está mostrando que las interacciones positivas (mutualismos) entre especies, concretamente las que se establecen entre muchas plantas y animales, promueven la integración de especies invasoras en las comunidades nativas, además de determinar el éxito de muchas de las invasiones vegetales y animales. Por otro lado, una vez integradas en la comunidad receptora, las especies invasoras pueden alterar dramáticamente las interacciones mutualistas en ella presentes, las cuales a su vez pueden retroalimentarse para influir sobre la dinámica de la invasión.

En este capítulo adoptaremos, pues, un doble enfoque al relacionar las invasiones biológicas con interacciones mutualistas; examinaremos el papel de los mutualismos como facilitadores de la invasión, y a su vez trataremos el impacto que las especies invasoras producen sobre las relaciones mutualistas nativas. Para ello, nos centraremos sobretodo en el nivel de comunidad, más específicamente en la red de mutualismos conformada por plantas con flores o frutos y por animales polinizadores o dispersantes de semillas, respectivamente. Actualmente, es ampliamente aceptado que para comprender la evolución y diversificación de estos mutualismos no

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Cuadro 6.1. Multualismos entre plantas y organismos del suelo

Muchas especies de plantas, tanto nativas como introducidas, dependen de mutualismos que establecen con organismos del suelo con los que intercambian nutrientes. Dentro del estudio de las invasiones biológicas, estas interacciones han recibido relativamente muy poca atención, aunque recientes investigaciones enfatizan su importante papel en las invasiones vegetales, tanto facilitándolas como inhibiéndolas. Además, estas interacciones planta-biota del suelo tienen el potencial de modificar sustancialmente la química de dicho suelo (por ejemplo, incrementando los niveles de nitrógeno) así como las relaciones entre plantas y microorganismos nativos. Esto, a su vez, afecta a las comunidades vegetales nativas, promoviendo incluso más las invasiones (de esa misma invasora o de otras) e inhibiendo el reestablecimiento de las especies originales.

Algunas invasoras se benefician al ser introducidas en regiones del mundo donde encuentran menos enemigos en el suelo que en su rango de distribución nativo ('enemy-release hypothesis'). Así por ejemplo, *Centaurea maculosa,* nativa en Europa, tiene un crecimiento supuestamente limitado debido a los efectos inhibidores de la biota del suelo con la que interactúa; en Norte América, sin embargo, esta planta es invasora debido a que la biota con la que interactúa no inhibe su crecimiento y más bien al contrario, promueve el éxito de su invasión. Otras invasoras establecen nuevas interacciones con organismos que estimulan su expansión, o son introducidas junto con sus mutualistas ('enhanced mutualism hypothesis'); éste es el caso de muchas especies del género *Pinus* que establecen interacciones con ectomicorrizas, o el caso de *Myrica faya,* nativa de Canarias que ha invadido Hawai y cuya expansión se ve favorecida por bacterias fijadoras de nitrógeno. Por otro lado, la presencia de microorganismos nativos en el suelo que actúen como antagonistas de las plantas introducidas o la ausencia de otros que actúen como mutualistas de las mismas, puede ayudar a las comunidades receptoras a resistir las invasiones.

Dos de los mutualismos más importantes que establecen las plantas con organismos del suelo incluyen (1) micorrizas (hongos), tanto micorrizas arbusculares (MA), de distribución muy amplia y asociadas a una gran variedad de especies de plantas, como las más especializadas ectomicorrizas o micorrizas ericoides, y (2) fijadores de nitrógeno, como bacterias del grupo *Rhizobium* spp. o *Frankia* spp.), las cuales se encuentran en altas densidades en las zonas donde leguminosas invasoras tienen éxito. La mayoría de plantas vasculares forma asociaciones con MA, y muchas de ellas dependen de dicha asociación para su supervivencia y crecimiento, particularmente las perennes leñosas o las que aparecen tardíamente en la sucesión dentro de una comunidad. Las plantas exóticas naturalizadas son, aparentemente, peores huéspedes y dependen menos de MA que las nativas. La invasión por una planta que no dependa de MA puede disminuir las densidades de éstas en el suelo, especialmente si produce compuestos anti-patógenos, y por tanto, puede tener consecuencias negativas para muchas nativas que sí dependen de estos hongos. Por otro lado, en el caso de que las invasoras dependan de MA, la red de micelios en suelos de bosques maduros puede facilitar su establecimiento.

Los mutualismos que establecen las plantas con MA 'debajo del suelo' pueden influenciar indirectamente los mutualismos de polinización 'encima del suelo', al promover estas micorrizas un aumento en el display floral, y/o en la cantidad y calidad del néctar, lo cual afecta a la tasa de visita a las flores de los polinizadores. Dichas interacciones planta-MA, además, pueden alterar las relaciones planta-herbívoro, tal y como se ha visto en *Ammophila arenaria,* especie dominante en sistemas dunares y muy invasora en muchos sitios del mundo. Las micorrizas en este caso, una vez bien establecida su asociación con la planta, aumentan la resistencia al ataque de nemátodos parásitos de sus raíces. Esta información puede ser relevante en la restauración de playas, ya que la previa inoculación de plántulas de esta especie con micorrizas podría aumentar el crecimiento de la planta en ausencia de nemátodos a la vez que aumentaría la resistencia frente a éstos y posiblemente frente a otros hongos patógenos. Este tipo de interacciones planta-mutualista-antagonista deben, por tanto, incluirse en los estudios de comunidades vegetales, y especialmente si pretendemos determinar bajo qué condiciones es promovida la invasión vegetal.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

basta con el análisis de interacciones entre pares de especies, así como para entender la dinámica de cualquier comunidad no es suficiente con examinar sus componentes por separado. El empleo de los métodos de análisis desarrollados para la ecología de redes tróficas ofrece un marco conceptual idóneo en el estudio de la dinámica de redes mutualistas, las cuales representan en definitiva la arquitectura de la biodiversidad. Otro tipo de mutualismos relacionados con las invasiones, que aunque menos estudiados no por ello son menos importantes, son las interacciones entre la biota del suelo y las plantas invasoras, las cuales son tratadas en el cuadro 6.1.

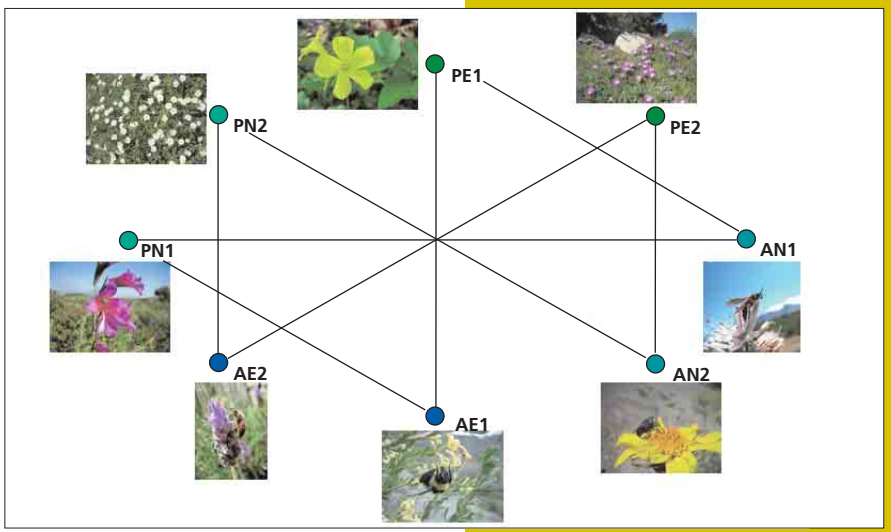


Figura 6.1. Red hipotética de interacciones planta-animal en una comunidad, con la presencia tanto de plantas como de animales nativos y exóticos. PE, planta exótica; PN, planta nativa; AE, animal exótico; AN, animal nativo.

Fuente: Traveset, A y Padrón, B.

¿Cómo se integran las especies invasoras en las redes mutualistas de la comunidad receptora?

Una red mutualista planta-animal es el conjunto de interacciones tróficas y reproductivas entre un grupo de especies de plantas (P) y de animales (A) polinizadores o dispersantes de semillas. Como veremos a continuación, algunas de las características de las redes mutualistas pueden ser cruciales para entender cómo las especies invasoras se integran en ellas, y a su vez, para poder predecir sus impactos potenciales sobre la biota nativa mediante dichos mutualismos.

La introducción de una especie y sus mutualistas (por ejemplo, polinizadores, dispersantes) y antagonistas (ej., predadores, parásitos, competidores) raramente ocurre de forma simultánea. Por ello, en el nuevo ambiente, bajo unas condiciones abióticas diferentes, la especie introducida generalmente interactúa con nuevos mutualistas y antagonistas. Definimos *integración* como la capacidad de una especie invasora de incorporarse a la red, es decir, de establecer al menos un enlace con una especie residente, sea ésta nativa o no. La figura 6.1 muestra una red

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

hipotética de interacciones planta-animal de una comunidad en la que existen tanto plantas como animales mutualistas invasores, y en la que se observan las distintas combinaciones de enlaces posibles entre especies nativas e invasoras. Estas nuevas interacciones afectan al éxito demográfico de la especie introducida a la vez que influyen sobre las interacciones de las especies nativas, y en última instancia, sobre el éxito reproductivo de éstas.

¿Qué características de las especies invasoras facilitan su integración en las redes mutualistas?

En la búsqueda de atributos de las especies que permitan predecir su éxito invasor, una de las generalizaciones más frecuentes en la literatura asocia la amplitud de nicho con el éxito invasor de las especies introducidas. Aplicado a las interacciones mutualistas de polinización y de dispersión, una predicción de esta hipótesis de "amplitud de nicho-éxito invasor" es que especies exóticas generalistas (es decir, que interactúan con varias especies mutualistas) tendrán mayores posibilidades de recibir visitas, en el caso de las plantas invasoras, o de visitar más especies, en el caso de los animales invasores, que especies especialistas y, por tanto, de integrarse a las redes mutualistas planta-animal en las áreas de introducción. Validar esta hipótesis no es fácil, ya que requiere comparar, en sus regiones de origen, el nivel de generalización de especies exóticas invasoras con el de especies exóticas no invasoras. Por otro lado, la evaluación cuantitativa de dicha hipótesis se encuentra limitada, dado que las especies introducidas que no han tenido éxito son poco reportadas.

Comparaciones del grado de generalización de especies nativas con el de las invasoras han mostrado que las especies invasoras no interactúan con más especies que las nativas, y algunos estudios han encontrado justo lo contrario. En islas oceánicas, por ejemplo, es frecuente la presencia de especies nativas supergeneralistas (especies que interactúan con un gran número de especies), las cuales han podido evolucionar debido a las condiciones particulares de 'relajación de la competencia interespecífica' en hábitats aislados. Ejemplos típicos de este fenómeno lo constituyen la abeja de la miel, *Apis mellifera*, la cual se encuentra fuertemente integrada en la mayoría de redes de polinización, ya sea como especie nativa o como invasora, y varias especies de abejorros, como *Bombus terrestres* (figura 6.2). Estas especies de insectos se encuentran estrechamente asociadas con el ser humano al ser polinizadores de cultivos en general, y/o usados para producción de miel, en el caso particular de *Apis mellifera*), por lo tanto su introducción ha sido intencional en la mayoría de los casos. Sin embargo, es difícil discernir una relación de causalidad entre su grado de generalización, su asociación con el ser humano y su extraordinaria capacidad invasora.

A parte de un alto nivel de generalización, algunas características morfológicas y/o fenológicas de las especies invasoras pueden facilitarles su integración en las redes de polinización y de dispersión. Así, por ejemplo, en el caso de las plantas invasoras, una larga duración de la floración/fructificación, o una producción masiva de flores/frutos, la cual supone el aumento de la oferta de recursos (polen y/o néctar, pulpa rica en nutrientes, etc.) pueden suponer una mayor probabilidad de interactuar con una mayor abundancia y/o riqueza de polinizadores y de dispersantes. Igualmente, un polinizador que esté activo durante buena parte del año tendrá más posibilidades de encontrar recursos, al coincidir en el tiempo con una mayor cantidad de plantas disponibles, que otro cuya actividad se limite a tan sólo unos meses de la primavera o verano. Puede darse el caso, incluso, de especies invasoras que, por sus características, sus

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

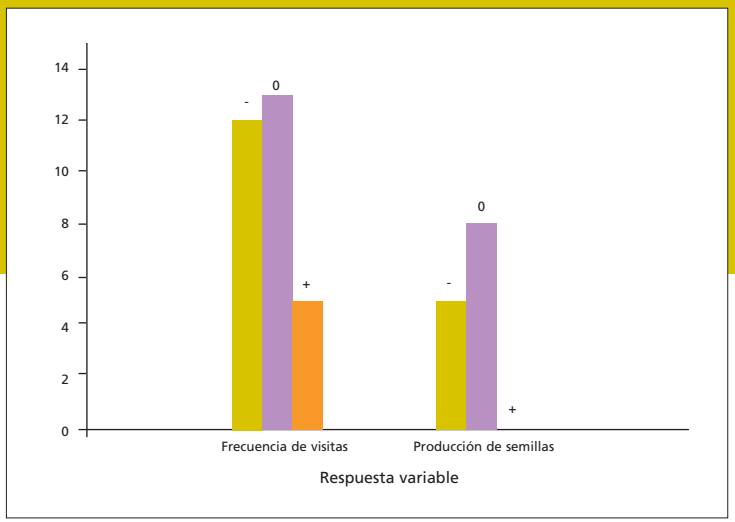


Figura 6.2. Frecuencia de efectos negativos neutros y positivos de la presencia de una especie de planta invasora en la frecuencia de visitas (n=30) y producción de semillas en una especie nativa (n=13), en base a e estudios experimentales publicados.

Fuente: Morales, C y Traveset, A; en preparación.

mutualistas se hacen dependientes casi totalmente de ellas.

¿Qué características de las redes mutualistas facilitan la integración de las invasoras en ellas?

La mayoría de los sistemas de polinización y dispersión tienden a ser generalistas, lo que ha llevado a predecir que la integración de especies invasoras en las comunidades naturales debería verse facilitada. Para el caso de plantas invasoras, estudios en comunidades naturales invadidas han confirmado parcialmente dicha predicción al demostrar que el grado de generalización de los polinizadores nativos se correlaciona positivamente con la probabilidad de incluir una determinada planta invasora o con el número de plantas invasoras incluidas en su dieta. De hecho, la mayoría de las plantas invasoras más exitosas son polinizadas por polinizadores generalistas (figura 6.2). Todo parece indicar, por tanto, que los polinizadores generalistas proveen una vía de integración de plantas invasoras en las redes mutualistas. De igual forma, los dispersantes generalistas incluyen en su dieta los frutos carnosos de muchas plantas invasoras, facilitando así la colonización de nuevos espacios por ellas. Este proceso ocurre con relativa frecuencia en los ecosistemas insulares, en los que un gran número de vertebrados tienden a ampliar su nicho trófico con respecto a su espectro alimentario en zonas continentales. Por ello, a menudo incluyen en su dieta a numerosas especies vegetales (tanto partes vegetativas como flores y frutos). Este es el caso de distintas especies del género *Opuntia* en las islas Baleares y Canarias, cuyas semillas son dispersadas por varias especies nativas de aves (ej. cuervo, *Corvus corax*) y lagartos

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Las flores de la especie sudamericana *Opuntia maxima* son polinizadas por insectos generalistas, tales como pequeños coleópteros.

Fuente: Basnou, C.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

generalistas del género endémico *Gallotia* (figura 6.3). Por otro lado, la relación entre el grado de generalización de las plantas y la probabilidad de integración de especies de polinizadores o dispersantes invasores ha recibido mucha menos atención, a pesar de que la frecuencia de éstos es cada vez mayor en distintos ecosistemas (por ej. *Apis mellifera*, *Bombus* spp., *Megachile rotundata*, *Linepithema humile*).

Aunque la reproducción de algunas especies vegetales altamente invasoras se encuentra limitada por disponibilidad de polen, sólo una minúscula proporción de invasoras potenciales entre las plantas introducidas parece haber fracasado en la invasión debido a la ausencia de polinizadores. Estas plantas suelen ser las extremadamente especializadas en un polinizador, como es el caso de muchas especies con flores especializadas usadas ampliamente como ornamentales (ej. *Yucca* spp.), o como en algunas orquídeas y *Ficus.* Igualmente, hasta donde sabemos, no hay casos documentados de plantas invasoras cuya fase de dispersión se vea limitada debido a un consumo insuficiente de sus frutos por animales frugívoros en la comunidad receptora, o sea, debido a que no puedan integrarse en la red de dispersión nativa.

Otra característica de las redes mutualistas que influye sobre la probabilidad de integración de una invasora es el grado de asimetría. Esto implica que si una planta depende fuertemente de un animal para su polinización o dispersión, este animal depende débilmente de la planta, y viceversa. Por tanto, esperaríamos que cuanto más asimétrica sea la red, y por tanto menor el grado de dependencia recíproca entre mutualistas, mayor será la probabilidad de que una especie exótica pueda integrarse en la misma.

Impacto de una especie invasora en las interacciones mutualistas de la comunidad receptora

Una vez integrada en una red mutualista, una especie invasora puede influir en su estructura, y como consecuencia, puede afectar al éxito reproductivo de las especies nativas de dicha red y, eventualmente, a su persistencia en la misma. Es posible, sin embargo, que tenga un impacto importante sobre una o más especies determinadas, sin alterar significativamente características de la red que describen su topología, como son su conectividad (número de interacciones que se establecen respecto a todas las posibles), grado de anidamiento, nivel de asimetría, compartimentación, etc. La topología de la red puede verse alterada, por ejemplo, si la invasora promueve unas conexiones más débiles (de una dependencia menor) entre las nativas o incluso la total desconexión entre ellas (disrupción mutualista) a la vez que ella se convierte en un 'nodo' más importante (conectado con más especies) dentro de la red. Especialmente en estados avanzados de la invasión, una invasora —precisamente debido a su alto grado de generalismo— incluso puede 'acaparar' interacciones que constituían el núcleo de la red antes de la invasión, sin por ello modificar la conectividad de la red. Por el contrario, una interacción preferente entre especies introducidas (ver sección de complejos de invasión más abajo) podría crear un 'compartimento' con un efecto bajo sobre la estructura de la red nativa original.

Respecto al impacto de una invasora sobre el éxito reproductivo de especies nativas de la red, éste puede ser negativo, positivo, o neutro. La mayoría de estudios que han investigado dicho impacto han examinado sistemas de polinización, mientras que tenemos todavía muy poca información sobre el efecto de las invasoras en los mutualismos nativos de dispersión. Sin embargo, para ambos tipos de mutualismo, existen mecanismos análogos por los que una invasora puede actuar como disruptora de los mismos.

En el caso de una planta invasora integrada en una red de polinización, su presencia puede afectar a la polinización

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Las flores de la especie sudafricana *Carpobrotus edulis* altamente invasoras en zonas costeras mediterráneas son polinizadas por insectos generalistas tales como abejorros *(Bombus spp)*.

Fuente: Traveset, A.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

de una nativa por medio de cambios tanto en el comportamiento como en la abundancia de los polinizadores. La mayoría de estudios realizados hasta la fecha se han focalizado en el primero de estos mecanismos. La "usurpación de polinizadores", o competencia por los mismos, concretamente, ha sido el mecanismo normalmente estudiado, bajo la hipótesis de que en presencia de una especie invasora más atractiva, o que ofrece más recursos a los polinizadores, la especie nativa sufre una reducción en la cantidad de visitas que recibe, con la consecuente disminución en los niveles de la polinización y posterior reducción en la producción de semillas. Alternativamente, sin embargo, la "atracción conjunta" de polinizadores por parte de especies nativas y exóticas puede dar lugar a una interacción positiva o "facilitación". Esto se ha visto, por ejemplo, en un par de estudios en Baleares, con la especie *Carpobrotus acinaciformis* y la nativa *Anthyllis cytisoides* y con *Oxalis pes-caprae* y *Diplotaxis erucoides*.

Además de la cantidad de visitas a las flores, la presencia de una especie invasora puede llevar a una reducción en la calidad de las mismas si el polinizador realiza visitas interespecíficas entre flores nativas y exóticas, y ese polen heterospecífico interfiere con la deposición y/o germinación del polen propio de la especie. Estos cambios pueden ocurrir independientemente de cambios en la frecuencia absoluta de visitas, aunque en algunos casos ambos fenómenos ocurren simultáneamente. Es, por tanto, necesario combinar dichos enfoques para poder evaluar la importancia relativa de ambos mecanismos, así como su interacción.

Los estudios que han evaluado experimentalmente el impacto de plantas invasoras en la polinización de plantas nativas, muestran que los efectos negativos son doblemente frecuentes que los positivos, aunque la frecuencia de los primeros y los efectos neutrales no difieren significativamente entre sí. Esto sugiere, pues, que existe una preponderancia de usurpación de polinizadores frente a una atracción conjunta. No obstante, una reducción en la frecuencia de visitas no siempre se traduce en una disminución del éxito reproductivo de la planta, en términos de producción de frutos. Muchas especies tienen mecanismos de compensación frente a la falta de polinizadores, por ejemplo, la capacidad de autofecundarse. Las especies más vulnerables a sufrir drásticas reducciones en su éxito reproductivo serán, pues, aquellas que dependan exclusivamente de polinizadores. Además, una reducción en la producción de semillas no es necesariamente el resultado de una reducción en la frecuencia de visitas, ya que otros mecanismos, como la transferencia interespecífica de polen, pueden mediar este efecto negativo. Por último, efectos de escala pueden también influir sobre el resultado neto de la interacción. Así, lo que a una pequeña escala espacial (por ej., de m^2) muestra ser una interacción competitiva, a gran escala (por ej., de varias hectáreas) puede resultar ser una interacción de facilitación si por ejemplo la invasora está atrayendo una mayor diversidad y/o abundancia de polinizadores a la zona en cuestión. De igual manera, aparte de la escala espacial, la escala temporal debe también tenerse en cuenta, no sólo desde lo empírico, si no también desde lo conceptual. Una planta invasora que usurpa individuos polinizadores de una nativa en virtud de su mayor oferta de recursos, podría indirectamente, aumentar el éxito reproductivo y las poblaciones de esos mismos polinizadores en el tiempo.

¿Puede una invasora reemplazar a una nativa extinguida o en retroceso, siendo así beneficiosa para algunas especies de la comunidad?

Una especie invasora integrada en una red mutualista puede llegar a sustituir a un mutualista nativo extinguido o en retroceso si es *funcionalmente*

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Figura 6.3. Los frutos de la chumbera *(Opuntia* spp*)* en Canarias son frecuentemente consumidos por especies nativas de aves, como esta curruca.

Fuente: Hernández, J.J.

equivalente. Este reemplazo se ha demostrado principalmente para polinizadores y dispersantes nativos en islas, los cuales parecen más proclives a la extinción que las plantas. En las islas Mauricio las flores de *Nesocodon mauritianus* (Campanulacea), sólo son visitadas por el paseriforme introducido bulbul de bigotes rojos (*Pycnonotus jocosus*). En Hawai, *Zosterops japonica* ha reemplazado a los drepanínidos nativos de esas islas, mientras que *Zosterops lateralis* en Nueva Zelanda ha reemplazado a las aves polinizadoras nativas. En las islas Baleares, el arbusto *Cneorum tricoccon* es principalmente dispersado por mamíferos carnívoros tales como *Martes martes* introducidas; en este caso, sin embargo, los dispersantes originales eran lagartijas endémicas de estas islas, desaparecidas de algunas de ellas, y los patrones de forrajeo y hábitat de los carnívoros son presumiblemente muy diferentes a los de estos reptiles. Futuros estudios permitirán determinar cómo de frecuentes son estos reemplazos de nativas por exóticas en una función ecológica determinada. En algunos casos, es difícil discernir la relación causa-efecto entre el declive de la especie nativa y la invasión de la exótica, y lo que se observa como un reemplazo, puede tratarse de un desplazamiento, en el cual la especie invasora pasa a desempeñar la "función ecológica" de la especie nativa a la cual ha previamente desplazado.

Facilitación entre especies invasoras (complejos de invasión)

Una interacción preferencial entre mutualistas invasores, en la cual estas especies interactúan entre sí con mayor frecuencia de lo esperado por azar, puede dar lugar a una compartimentación de la red o *complejo invasor de mutualistas*. Las interacciones positivas entre especies invasoras son relativamente frecuentes, especialmente las de planta-polinizador y las de planta-dispersante de semillas. Sin embargo, no hay evidencia hasta la fecha de que esta compartimentación dentro de las redes sea la norma.

Ejemplos de dichas interacciones los encontramos en muchos ecosistemas, aunque se han descrito especialmente en ambientes insulares. La abeja de la miel es una importante polinizadora de plantas invasoras en las islas Bonin, Nueva Zelanda, Tasmania, Azores, Santa Cruz, Tenerife, etc. Varias especies de *Bombus* y *Megachile rotundata* muestran también cierta predilección por plantas exóticas en Nueva Zelanda y Australia, respectivamente. Avispas exóticas de los *Ficus* han estimulado la

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Figura 6.4. El lagarto endémico de las Canarias *Gallotia* actúa como polinizador de sus flores de las chumberas *Opuntia* spp.

Fuente: Olesen, J.

expansión de *Ficus* invasores en áreas continentales de Estados Unidos, además de en Hawai y en Nueva Zelanda. Las mismas características intrínsecas de las plantas, como una floración profusa y una alta producción de néctar y/o polen, pueden promover unas interacciones más frecuentes con polinizadores invasores, normalmente insectos sociales, que con los nativos; ello es debido a la altísima demanda energética de esos insectos sociales para mantener sus colonias.

De la misma manera, plantas invasoras que producen gran cantidad de frutos pueden ser también principalmente dispersadas por animales exóticos e invasores. Por ejemplo, en las islas mediterráneas, las ratas y conejos introducidos hace miles de años son importantes dispersantes de plantas muy invasoras como las del género surafricano *Carpobrotus* (figura 6.4); en Canarias, la ardilla moruna (*Atlantoxerus getulus*), introducida en Fuerteventura en la década de 1960, facilita también la expansión de *Opuntia maxima* en los ecosistemas áridos de esta isla, además de que, junto con *O. dillenii*, es polinizada por la abeja de la miel, también introducida en Canarias. En los ecosistemas insulares, específicamente, debido a la menor riqueza relativa de especies, podríamos esperar un efecto mayor de estos complejos de invasión sobre la biodiversidad que en los continentales. Sin embargo, la evolución en islas de supergeneralistas endémicos (ver más arriba), los cuales incorporan rápidamente a las especies invasoras como mutualistas, seguramente reducen las posibilidades de tales asociaciones entre especies invasoras.

La formación de estos complejos de invasión puede dar lugar a lo que se conoce como 'invasional meltdown', proceso por el cual aumenta la supervivencia y el impacto ecológico recíproco de las especies invasoras que se facilitan mutuamente. Futuros estudios que exploren la frecuencia de estos complejos de invasión, y su impacto sobre las redes

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Frutos de *Carpobrotus* consumidos por ciervos y conejos (izquierda). Los jabalís dispersan las semillas de plantas exóticas tales como *Opuntia spp.* (derecha).

Fuente: Vilà, M.

de polinización y de dispersión son realmente necesarios. Este aspecto de las invasiones biológicas ha empezado a ser explorado sólo recientemente por los ecólogos.

Perspectivas

El estudio de las redes mutualistas proporciona un marco adecuado para entender el impacto de diferentes actividades antrópicas, entre las que se encuentran las invasiones biológicas, sobre la biodiversidad. La conservación, con un enfoque funcional, de dichas redes de mutualismos tiene varias implicaciones prácticas. El análisis de los mutualistas potenciales, como un criterio para evaluar el riesgo de invasión de una especie exótica, debería ser incorporado en los protocolos de las autoridades competentes. Además, los programas de restauración y de control deberían considerar las interacciones mutualistas de forma explícita.

Los resultados de estudios experimentales deben interpretarse a su vez con precaución, sobre todo a la hora de extraer conclusiones. Si bien especies de plantas invasoras pueden mostrar un aumento "instantáneo" de la diversidad local de polinizadores, es importante distinguir el efecto de este nuevo recurso atractivo y localmente abundante (que aumenta temporalmente la abundancia y diversidad de animales mutualistas en un área determinada) de la distribución espacial y temporal de recursos (que permite la persistencia de poblaciones y comunidades de dichos animales en el tiempo). El caso de los polinizadores supergeneralistas, como *Apis mellifera* y *Bombus terrestres,* presenta un especial desafío, y la decisión de promover su introducción, tolerar su presencia o erradicarlos fuera de su rango nativo debería considerar sus efectos reales o potenciales.

La restauración de sistemas de polinización y dispersión prístinos es

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

hoy prácticamente imposible, dada la irreversibilidad de la mayoría de las invasiones (debido tanto a su dinámica natural como a la persistencia de los factores socio-económicos que los motivan).

Sería posible, sin embargo, mitigar los efectos de una invasión si conocemos bien cuales son las características intrínsecas de la invasora, su capacidad de actuar como nodos super-generalistas en las redes y de desplazar a otras especies nativas importantes en las redes mutualistas de la comunidad receptora, y los posibles impactos sobre la reproducción de dichas especies nativas.

Referencias

Bascompte, J.; Jordano, P.; Melian, C.J.; y Olesen, J.M. (2003). "The nestedness assembly of plant-animal mutualistic networks". PNAS 100: 9838-9837.

Bjerknes A.; Totland O.; Hegland S.J. y Nielsen A. (2007. "Do alien plant invasions really affect pollination success in native plant species?" *Biol Cons* 138:1-12.

Kremen C.; Williams N.M.; Aizen M.A.; Herren B.G.; LeBuhn G. et al. (2007). "Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change". *Ecol Lett* 10: 299-314.

Lopezaraiza Mikel, M.R.; Hayes, R.B.; Whalley, M.R. y Memott, J. (2007). "The impact o fan alien plant on a native plant-pollinator network: an experimental approach". *Ecol Lett* 10: 539-550.

Memmott, J. y Waser, N. (2002). "Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web". *Proc Roy. Soc London B 269:* 2395-2399.

Mitchell, C.E.; Agrawal, A.; Bever, J.D.; Gilbert, G.S.; Hufbauer, R.; et al. (2006). "Biotic interactions and plant invasions". *Ecol Lett* 9: 726-740.

Moragues E. y Traveset A. (2005) "Effect of *Carpobrotus* spp. on the pollination success of native plant species of the Baleric Islands". *Biol Cons* 122: 611-619.

Morales, C.L. y Aizen, M.A. (2006). "Invasive mutualisms and the structure of plant–pollinator interactions in the temperate forests of north-west Patagonia"; Argentina. *J Ecol* 94:171.180.

Olesen, J.M.; Eskildsen, L.I. y Venkatasamy, S. (2002). "Invasion of pollination networks on oceanic islands: importance of invader complexes and endemic super generalists". *Div and Distrib* 8: 181.192.

Richardson, D.M.; Allsopp, N.; D'Antonio, C.M.; Milton, S.; y Rejmanek, M. (2000). "Plant invasions–The role of mutualisms". *Biol Rev* 75: 65-93.

Simberloff, D. y B. von Holle (1999)." Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown?" *Biol Inv* 1: 21-32.

Traveset, A. y Richardson, D.M. (2006). "Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms". TREE 21: 208-216.

Vázquez, D.P. (2005). "Exploring the relationship between niche breadth and invasion success". En Cadotte, M.W.; McMahon, S.M. y Fukami, T. (eds.). *Conceptual ecology in invasion biology;* pp. 317-332. Springer; London.

Vázquez, D.P. y Aizen, M.A. (2004). "Asymmetric specializations: a pervasive feature of plant–pollinator interactions". *Ecology* 85: 1251-1257.

Waser, N.M.; Chittka, L.; Price, M.V.; Williams, N.M. y Ollerton, J. (1996). "Generalization in pollination systems; and why it matters". *Ecology* 77: 1043-1060.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

El rabogato *(Penisetum setaceum)* se planta en ambientes viarios y es muy costoso de eliminar cuando se expande.

Fuente: Dana, E.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Luis Santamaría, Juanjo Pericàs, Martina Carrete
y José Luis Tella

7. La ausencia de enemigos naturales favorece las invasiones biológicas

¿Qué es el "escape" de los enemigos naturales?

Uno de los mecanismos comúnmente aceptados de invasión por especies exóticas es el propuesto por la hipótesis del Escape de los Enemigos Naturales (EEN). En su forma más general, esta hipótesis postula que las especies invasoras experimentan, tras su introducción en una región fuera de su rango natural, una liberación de la regulación que sobre ellas ejercían sus enemigos naturales (depredadores, herbívoros, parásitos o patógenos), lo que propicia el aumento de sus abundancias y la expansión de su rango invasor.

La hipótesis de escape de los enemigos naturales representa el fundamento teórico de los programas de control biológico. Estos programas se centran en buscar, en su rango de origen, enemigos naturales especializados en la especie invasora que se pretende controlar, con la expectativa de que el escape de los ataques de dichos enemigos haya contribuido de forma significativa a su carácter invasor —y, por lo tanto, la invasión será revertida al introducir uno o varios de sus enemigos especializados—.

Mecanismos de escape de los enemigos naturales y consecuencias demográficas

En su rango nativo, todas las especies tienen que hacer frente a un doble ataque: mientras compiten con otras

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

especies nativas, son atacadas por enemigos naturales generalistas (que atacan a otras especies) y especialistas (que atacan tan sólo a la especie considerada, o a un pequeño grupo de especies). La hipótesis de escape de los enemigos naturales predice que, al ser introducida en una región nueva, una especie exótica se ve total o parcialmente libre de los ataques de:

- sus enemigos especialistas, ausentes de esa región;
- los enemigos especialistas de las especies de la comunidad nativa, ya que, en éstos, el cambio de presa u hospedante suele ser raro y está generalmente restringido a especies taxonómicamente afines (lo que suele excluir a la especie invasora);
- los enemigos generalistas, al tener éstos un impacto relativamente menor sobre la especie invasora que sobre el resto de la comunidad nativa, mucho más numerosa.

La liberación de depredadores o parásitos en poblaciones invasoras puede tener efectos positivos sobre la dinámica poblacional de las mismas, al incidir directamente sobre la supervivencia de los individuos. En el caso del escape de herbívoros y patógenos, además, las especies invasoras pueden dejar de invertir recursos energéticos en sistemas de defensa frente a los mismos y derivarlos así hacia una mayor eficacia competitiva y/o reproductiva, aumentando su capacidad de invasión.

Condiciones necesarias para el escape de los enemigos naturales

La hipótesis de escape de los enemigos naturales está basada en tres condiciones, cuya importancia relativa puede variar de forma considerable entre especies:

- Los enemigos naturales regulan las poblaciones de las especies en su rango natural. Esto es, restringen su abundancia, su distribución espacial o temporal y su rango geográfico.
- Los enemigos naturales tienen un impacto mayor sobre las especies nativas que sobre las especies invasoras.
- La reducción en la regulación por enemigos naturales confiere a las especies invasoras una ventaja demográfica.

La regulación de las poblaciones por sus enemigos naturales ha constituido un elemento central de interés para ecólogos y biólogos evolutivos. Aunque su importancia general ha sido ampliamente demostrada, también se ha encontrado una considerable variación e incertidumbre sobre la escala espacial (individuo, población o comunidad) y temporal (dinámica ecológica o evolutiva) a la que esta regulación resulta efectiva.

Los enemigos naturales pueden tener impactos importantes sobre ciertos individuos que, sin embargo, no resulten en impactos apreciables a escala poblacional (por ejemplo, cuando la población está limitada por otros factores, como la disponibilidad de hábitat o de micrositios en los que reclutar). Alternativamente, algunos enemigos naturales pueden tener impactos considerables sobre la composición, estructura y dinámica de las comunidades que ocupan y, sin embargo, afectar de forma limitada (o incluso beneficiosa) a determinadas especies de dichas comunidades (como ocurre, por ejemplo, con las gramíneas que se ven favorecidas por la presencia de grandes herbívoros).

Aunque los daños por enemigos naturales son ubicuos y generalmente reducen la eficacia biológica del individuo atacado, la mayoría de las especies han desarrollado mecanismos para evitar, reducir o tolerar dichos ataques. Sin embargo, estos mecanismos suelen conllevar costes, generalmente reflejados en un menor crecimiento o reproducción, que causan una desventaja competitiva para los individuos defendidos en un ambiente libre de enemigos naturales. Cuando

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

una especie presenta defensas eficaces contra ciertos enemigos naturales, el limitado impacto de éstos en tiempo ecológico puede impedirnos apreciar el importante impacto que necesariamente han tenido en tiempo evolutivo, al seleccionar a los genotipos mejor defendidos. Los casos son a menudo complejos, con especies bien defendidas contra ciertos enemigos pero apenas defendidas contra otros.

La hipótesis de escape de los enemigos naturales predice que los enemigos especialistas de las especies exóticas están ausentes de las áreas en las que éstas han sido introducidas (figura 7.1). Este mecanismo general puede tener dos excepciones: el cambio de hospedante o presa por parte de los enemigos naturales nativos del área invadida (descrita, por ejemplo, para insectos herbívoros en plantas y patógenos en vertebrados), y la cointroducción de enemigos especializados del área original de la especie invasora (como los numerosos ejemplos de plagas de insectos y patógenos introducidos junto a determinadas plantas y animales exóticos).

Esta hipótesis también predice que, en una determinada región, los enemigos generalistas tienen un impacto mayor sobre las especies nativas que sobre las exóticas (figura 7.1). Sin embargo, esta predicción no resulta tan evidente, ya que aunque los enemigos generalistas nativos deberían estar mejor preadaptados para atacar a la biota nativa, con la que han coexistido en tiempo evolutivo, también es de esperar que, por el mismo motivo, la biota nativa esté mejor defendida que las especies exóticas contra dichos

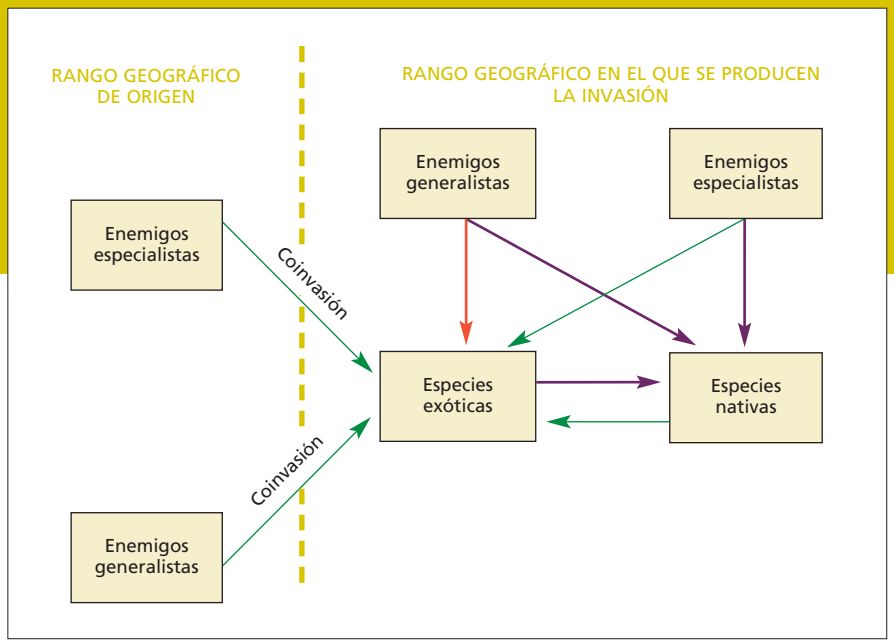


Figura 7.1. Hipótesis de escape de los enemigos naturales (EEN). Las flechas indican la intensidad de la regulación negativa por los enemigos naturales o por competencia. En el rango invasor, los enemigos generalistas afectan con menos intensidad a las especies exóticas, y los enemigos especialistas apenas las afectan. La baja probabilidad de coinvasión hace que la regulación por herbívoros procedentes del rango nativo de la especie exótica sea, en general, baja.

Fuente: Santamaría, L.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

enemigos. La evidencia reunida hasta la fecha es aún ambigua, aunque algunos estudios han indicado que los herbívoros generalistas utilizan más las plantas nativas — probablemente más abundantes— como alimento, y que algunas plantas exóticas son más tolerantes al ataque por herbívoros generalistas que sus competidoras nativas.

Finalmente, aunque es de esperar que la reducción en la regulación por enemigos naturales confiera a las poblaciones de especies invasoras una ventaja demográfica, una especie exótica que escape de sus enemigos naturales puede no llegar a convertirse en invasora si:

- sus requerimientos de hábitat no coinciden suficientemente con los que ofrece la región que está colonizando;
- la ventaja conferida por el menor daño por enemigos naturales es sobrepasada por un peor ajuste con el hábitat y la biota local, con respecto al de las especies de la comunidad nativa;
- los enemigos naturales no regulan las poblaciones de la especie exótica en su rango natural y, por lo tanto, la ausencia de éstos no resulta en una liberación de dicho control (como ocurre con las plantas que poseen potentes defensas contra herbívoros, por lo que reciben sólo un daño limitado en su presencia).

Evidencia a favor de la hipótesis de escape de los enemigos naturales: el caso de las plantas

Como hemos mencionado, la evidencia más robusta a favor de la hipótesis de escape de los enemigos naturales emana de los programas de control biológico de plagas. El que la abundancia de ciertas especies exóticas pueda ser reducida rápidamente mediante la introducción de enemigos naturales especialistas originarios de su rango nativo sugiere que el escape de dichos enemigos pudo haber favorecido dicha invasión. Los ejemplos de programas exitosos, como la rápida eliminación de las chumberas americanas (*Opuntia* spp.) que invadieron Australia por la polilla *Cactoblastis cactorum,* son a menudo espectaculares. Sin embargo, esta evidencia circunstancial no basta para demostrar que el escape de los enemigos naturales fuera el factor determinante en esa invasión, y menos aún que lo sea en la mayoría de las invasiones. En primer lugar, porque a los programas de control exitosos hay que añadir los numerosos casos en los que los enemigos naturales seleccionados no han llegado a controlar a la especie invasora, o incluso han cambiado de presa u hospedante, causando un impacto considerable sobre la biota nativa. Y en segundo lugar, porque en el proceso de selección de los agentes de biocontrol se eligen generalmente especies con características invasoras, es decir, con dinámicas poblacionales más expansivas y tasas de ataque sobre la especie controlada más efectivas en la región de introducción que en el rango nativo. Además, dichos agentes se pueden ver a su vez favorecidos por la ausencia de enemigos naturales en la región de introducción.

La evidencia de que el escape de los enemigos naturales puede tener un efecto positivo que tiende a favorecer las invasiones biológicas, proviene de estudios que comparan las tasas de ataque por enemigos naturales y su efecto sobre el desempeño de las especies atacadas entre:

- poblaciones nativas e invasoras de la misma especie,
- parejas de especies no invasoras e invasoras, idealmente con una estrecha relación taxonómica para eliminar el efecto de la inercia filogenética,

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

- especies invasoras y especies de la comunidad nativa en que éstas se han establecido.

La mayoría de estos estudios se ha realizado con plantas atacadas por herbívoros. Aunque hay varios que han demostrado un menor impacto de los herbívoros sobre las especies exóticas que sobre sus congéneres nativos, o un mayor impacto de los herbívoros en el rango nativo que en el rango invasor de la especie, la mayoría han medido exclusivamente la cantidad de biomasa consumida o atacada, sin llegar a estimar si estas diferencias tienen consecuencias en términos de tasas de crecimiento o reproducción. Algunos estudios que han diferenciado el impacto por herbívoros generalistas y especialistas encuentran que, aunque el cambio de presa u hospedante de los especialistas nativos (que pasan a atacar a las especies exóticas) y la cointroducción de enemigos exóticos es relativamente frecuente, el daño causado por ambos es moderado y se compensa por la tendencia de los herbívoros generalistas a causar menos daño a las especies exóticas. El resultado global es un menor ataque de las plantas exóticas por herbívoros en la mayoría de los estudios citados, que es coherente con la hipótesis de escape de los enemigos naturales (figura 7.1).

Aunque varios ejercicios de modelado sugieren que la coinvasión por un enemigo natural puede modular, detener e incluso revertir la ola de invasión de la especie presa u hospedante, la escasa evidencia empírica existente procede de sistemas naturales planta-herbívoro. Por ejemplo, el seguimiento del proceso de recolonización del área arrasada por erupción del volcán Santa Elena en 1980 por la planta *Lupinus lepidus* y varias especies de lepidópteros especialistas que se alimentan de ella ha indicado que la intensidad de la regulación planta-herbívoro está

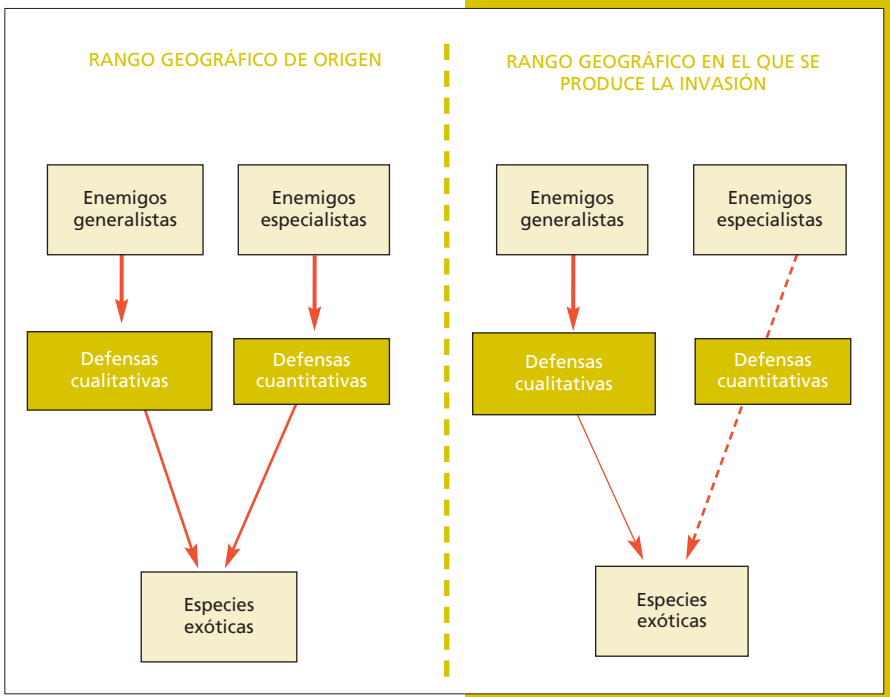


Figura 7.2. Hipótesis de reducción evolutiva de las defensas en plantas contra los enemigos naturales especializados en el rango invasor. En el rango invasor, las especies exóticas se ven beneficiadas por un cambio en la inversión en defensas: las defensas cualitativas contra enemigos generalistas, menos costosas, aumentan a expensas de una reducción en las defensas cuantitativas contra enemigos especialistas, más costosas, al estar estos últimos ausentes del área invadida.

Fuente: Santamaría, L.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Las chumberas, *Opuntia* spp., llegaron a cubrir miles de hectáreas en el continente australiano, provocando daños económicos al impedir su uso como pasto para ganado mostrenco. La introducción del lepidóptero fitófago *Cactoblastis cactorum* eliminó rápidamente las poblaciones. *O. maxima* invadiendo un campo abandonado de olivos.

Fuente: Vilà, M.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

determinada por los parámetros demográficos de la población de plantas y la intensidad de la herbivoría en zonas de baja densidad de plantas. El umbral en que los herbívoros no pueden revertir la invasión está determinado por valores críticos del llamado "momento de invasión", que a su vez se define a partir de la extensión espacial y la ventaja temporal que tiene la planta invasora. Si, al inicio de la invasión, la planta cuenta con una ventaja temporal suficiente para alcanzar una extensión crítica, entonces la presión de herbivoría puede ralentizar la ola de invasión, pero no puede detenerla. Estos resultados sugieren que el escape de enemigos especialistas puede ser determinante para el éxito de la invasión en los estadios tempranos de ésta, pero su importancia puede ser menor en momentos posteriores, cuando ya está establecida; y que, por esta misma causa, los estudios centrados en invasiones ya establecidas podrían subestimar la importancia del escape de los enemigos naturales en sus fases iniciales.

Consecuencias evolutivas de la ausencia de los enemigos naturales

Como hemos mencionado anteriormente, la resistencia (defensa o tolerancia) contra los enemigos naturales (por ejemplo, las defensas químicas y físicas de las plantas contra herbívoros y patógenos) suele conllevar un coste, que a menudo supone un descenso en eficacia biológica y en la capacidad competitiva en ausencia de dichos enemigos. Por este motivo, las ventajas del escape de los enemigos naturales pueden ser aún mayores cuando las especies invasoras son capaces, mediante un rápido cambio evolutivo, de reducir la inversión de recursos en resistencia o tolerancia, aumentando a cambio la inversión en crecimiento y reproducción.

Algunos estudios han encontrado un descenso en los niveles de defensa, una mayor susceptibilidad a los enemigos naturales y una mayor capacidad competitiva en individuos de poblaciones invasoras reintroducidos experimentalmente en su rango nativo. Por desgracia, la mayoría de esos trabajos prestan escasa atención a la diferencia entre enemigos especialistas y generalistas. La mayoría de los organismos presentan defensas diferentes frente a ambos tipos de enemigos. Las plantas en particular, suelen presentar defensas cualitativas, poco costosas, contra los herbívoros generalistas, y defensas cuantitativas, muy costosas, contra los herbívoros especialistas. Dado que el principal grupo de herbívoros que dejan atrás las plantas invasoras son los especialistas, el cambio evolutivo en poblaciones invasoras debería favorecer la reducción de defensas cuantitativas, que son las más costosas (figura 7.3). Dicha reducción permite liberar recursos para la producción de defensas contra los herbívoros generalistas, los principales en el área invadida. Estas defensas, al ser más baratas, permiten invertir una mayor cantidad de recursos para el crecimiento y la reproducción. Este proceso ha sido confirmado en una planta altamente invasora, la compuesta euroasiática *Senecio jacobea*, que en sus poblaciones invasoras de Norteamérica, Australia y Nueva Zelanda muestra un descenso de la producción de defensas contra herbívoros especialistas, un aumento de las defensas contra los generalistas, y un aumento de las tasas de crecimiento y reproducción con respecto a las poblaciones de origen. Investigaciones futuras habrán de confirmar si este patrón se puede generalizar a otros casos.

Interacción con otros procesos que favorecen las invasiones biológicas

La hipótesis del escape de los enemigos naturales no excluye otros mecanismos propuestos para explicar las invasiones biológicas, pudiendo actuar en consonancia con éstos. En concreto,

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

podría estar interrelacionado con la capacidad de las especies invasoras de capitalizar la liberación de recursos causada por perturbaciones antrópicas o naturales, y con los beneficios derivados de la formación de complejos de invasión (es decir, grupos de especies con el mismo origen que invaden un rango exótico).

Una gran parte de las perturbaciones naturales y antrópicas (por ejemplo, los huracanes, el fuego o la eutrofización) causan una liberación de los recursos disponibles para los organismos que colonizan el área perturbada. La escasez de competidores y la elevada disponibilidad de recursos tienden a favorecer los procesos de colonización, que a menudo se desarrollan con gran rapidez. Varios autores han postulado la existencia de una relación causal entre la facilitación de las invasiones por la liberación de recursos y por el escape de los enemigos naturales, al menos en el caso de plantas: las especies de crecimiento rápido, adaptadas a la abundancia de recursos, experimentarían un mayor beneficio del escape de enemigos naturales que las especies adaptadas a la escasez de recursos. En general, las plantas de ambientes ricos invierten menos en defensas y dependen más de la tolerancia (por ejemplo, mediante altas tasas de rebrote) para resistir el ataque de los herbívoros, poseen mayores concentraciones de nutrientes en los tejidos (lo que las hace más atractivas) y, en consecuencia, sufren mayores tasas de ataque por herbívoros y mayor regulación poblacional por parte de éstos. Además, las plantas de ambientes ricos tienden a invertir pocos recursos en defensas contra enemigos especializados y son, por tanto, las más beneficiadas por su ausencia.

La existencia de una interacción potencial entre la disponibilidad de recursos y el escape de los enemigos naturales es consistente con la mayor frecuencia de invasiones biológicas en ambientes ricos en recursos, y con la predominancia de rasgos típicos de especies de ambientes ricos entre las especies invasoras (por ejemplo, elevada tasa de crecimiento, área foliar, concentración de nutrientes y fecundidad en plantas). También indica que las invasiones biológicas pueden tener numerosas causas, que al ser identificadas permiten desarrollar programas múltiples de control que multipliquen las probabilidades de éxito —en este caso, complementar las estrategias de control mediante enemigos naturales con el control de la liberación de recursos por perturbaciones antrópicas o naturales—.

A menudo, las especies invasoras llegan a un rango exótico acompañadas de sus enemigos naturales, formando parte de grupos de especies invasoras denominados "complejos de invasión". Cabe esperar que, entre esos enemigos naturales introducidos, predominen los de carácter generalista, ya que están menos limitados por la disponibilidad de presas u hospedantes. De ser así, las especies invasoras deberán hacer frente a una comunidad de enemigos naturales enriquecida en enemigos generalistas con los que comparten origen. Una revisión a escala global demostró recientemente que, mientras que los herbívoros nativos afectan más a las especies invasoras (esto es, proporcionan "resistencia biótica", reduciendo el riesgo de invasión), los herbívoros exóticos reducen la abundancia de especies nativas y favorecen a las especies invasoras. A nivel mundial, son frecuentes complejos de invasión planta-herbívoro introducidos por los europeos durante los últimos siglos. En estos casos, los herbívoros generalistas de origen europeo reemplazaron a la fuente de resistencia biótica (los herbívoros generalistas nativos) y eliminaron las plantas nativas, liberando gran cantidad de recursos anteriormente monopolizados por éstas y abriendo el camino a la entrada de las plantas exóticas. Bajo esta perspectiva, el éxito de las plantas invasoras de origen europeo no se debe al escape de sus enemigos nativos, sino a su asociación con éstos. En este caso, por tanto, la erradicación de los herbívoros exóticos y su sustitución por herbívoros nativos

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

podrían ayudar a mitigar las invasiones por plantas exóticas, eliminando los riesgos asociados a la introducción de enemigos exóticos mediante programas de biocontrol.

Viejos problemas y nuevas cuestiones acerca del escape de enemigos naturales: una mayor incertidumbre en invasiones animales

Aunque los esfuerzos para contrastar la hipótesis de escape de los enemigos naturales han sido ingentes, han estado muy sesgados por la predominancia de casos de plantas invasoras y sus enemigos naturales (sobre todo, herbívoros y, en menor medida, patógenos). En el caso de animales invasores, las aproximaciones a esta hipótesis son mucho más escasas, quizás debido a las dificultades que implica la mayor riqueza de comunidades de enemigos, a problemas metodológicos y al escaso conocimiento sobre los procesos ecológicos y evolutivos subyacentes. En cuanto a la liberación de depredadores de animales, hay casos llamativos que apoyan la hipótesis, como es el de la introducción del conejo en islas o en el continente australiano, donde, ante la relativa ausencia de depredadores, produjo una explosión demográfica sin precedentes. Además, en uno de los procesos de invasión por animales más espectaculares y mejor conocidos, la invasión de ecosistemas insulares por el sapo venenoso *Bufo marinus*, la escasez de depredadores se ha visto acompañada por una reducción progresiva de su tamaño y de sus defensas (veneno tóxico segregado en glándulas parietales), apoyando la hipótesis de una menor inversión en defensas y mayor en reproducción tras la liberación de enemigos naturales (descrita anteriormente).

El escenario se complica bastante cuando los enemigos a considerar son parásitos y patógenos en general. La elevada diversidad de los mismos, sus diferentes grados de virulencia y su compleja coevolución con el sistema inmunológico de sus hospedadores hace difícil abordar la hipótesis del escape de patógenos en animales.

Problemas metodológicos en el estudio de la hipótesis de escape de los enemigos naturales en animales

El primer problema es nuestra capacidad para catalogar y cuantificar la diversidad y carga parasitaria en animales. Como ejemplo, un solo ejemplar de ave o mamífero puede ser portador de docenas de especies de parásitos, incluyendo desde parásitos externos hasta endoparásitos, hongos, bacterias y virus. Muy pocas veces un equipo investigador cuenta con los medios para realizar muestreos completos de la carga parasitaria, que requieren combinar técnicas propias de parasitología, microbiología, virología y marcadores moleculares. De este modo, los tests dirigidos a corroborar la hipótesis del escape de patógenos se han centrado en grupos muy reducidos de los mismos. La falta de apoyo empírico a la hipótesis que ha resultado de estos estudios no permite descartarla, ya que podrían haberse centrado en patógenos con escaso efecto sobre la demografía de su hospedador.

Un segundo problema lo constituyen los sesgos geográficos en los muestreos. La riqueza y diversidad de parásitos acostumbran a variar a lo largo del área de distribución de sus hospedadores y, en su conjunto, a ser mayores cuanto mayores son dichas áreas. Sin embargo, las interacciones parásito-hospedador se producen a escalas mucho más locales. La liberación de parásitos observada en poblaciones invasoras podría ser simplemente un artefacto resultante de comparar cargas parasitarias entre dos escalas geográficas distintas. Un buen ejemplo es la aparente liberación de parásitos intestinales en el estornino europeo (*Sturnus vulgaris*) cuando invade Norteamérica. Esta especie muestra una amplia distribución europea y, como es habitual, el

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

conjunto de sus poblaciones acumulan una diversidad de parásitos mucho mayor que en la población invasora norteamericana. Tales diferencias, sin embargo, desaparecen al considerar que el origen de los estorninos usados para su introducción deliberada se restringió a una población británica, donde la carga parasitaria local era claramente menor que la global. Este hallazgo destapó una nueva fuente de sesgos potenciales y de resultados espúreos, poniendo en entredicho la mayor parte de los resultados obtenidos previamente acerca del escape de parásitos en animales invasores: Dado que las especies invasoras con más éxito suelen tener mayores áreas de distribución, que existe una relación positiva entre la amplitud geográfica y la diversidad de parásitos, y que el estudio de la carga parasitaria nativa a menudo no se circunscribe a las poblaciones de origen, no es de extrañar que los trabajos comparativos señalen un escape de los parásitos en especies invasoras exitosas frente a aquellas que no logran invadir.

Problemas biológicos en el estudio de la hipótesis de escape de los enemigos naturales en animales

La magnitud y los efectos del escape de los enemigos, así como los modos de defensa de las especies invasoras frente a los mismos, resultan más difíciles de evaluar en animales que en plantas por la mayor complejidad de las relaciones interespecíficas en los primeros. En el caso de las plantas, resulta relativamente sencillo evaluar los efectos de los herbívoros. En animales, sin embargo, los efectos de los parásitos resultan muy dispares: Mientras algunos se caracterizan por su elevada virulencia, otros han coevolucionado con sus hospedadores sin generarles efectos claramente nocivos, e incluso algunos han llegado a establecer relaciones mutualistas, como en el caso de los abundantes ácaros de pluma en las aves. Por ello, un correcto examen de la hipótesis del escape de patógenos requiere la identificación previa del grado de virulencia de los mismos, para trabajar con grupos de parásitos que efectivamente puedan ejercer una presión selectiva sobre sus hospedadores. En otro caso, cualquier resultado puede ser fortuito.

La virulencia de los parásitos está estrechamente relacionada con su coevolución con sus hospedadores, quienes han desarrollado diversas defensas para afrontarlos. La principal defensa en animales es su sistema inmunológico. Este sistema, tremendamente complejo en mecanismos de acción, resulta costoso de mantener en términos energéticos. La liberación de parásitos en especies invasoras puede entonces suponer un bono añadido para las mismas, al permitir derivar energía hacia otras actividades vitales. Sin embargo, a diferencia del modelo planta-herbívoro, cabe esperar que la liberación de parásitos especialistas genere menos beneficios que la liberación de generalistas, debido a que la coadaptación con los primeros puede llegar a neutralizar sus efectos nocivos. Además, estos parásitos pueden llegar fácilmente asociados a sus hospedadores hasta las poblaciones invasoras y causar poco impacto sobre las mismas. Los patógenos más virulentos, sin embargo, tienden a ser más generalistas y más escasos en número. Por ello, la baja probabilidad de encontrar uno de estos patógenos virulentos entre los ejemplares trasladados durante un proceso de invasión hace que las especies invasoras puedan escapar más fácilmente de los mismos.

Las especies de patógenos nativos con que se encuentran las invasoras en sus nuevas áreas de distribución pueden suponerles mayores problemas que los patógenos de los que escaparon, ya que la ausencia de contacto con las mismas en tiempo evolutivo no ha permitido desarrollar inmunidad hacia ellos. Esta posibilidad apenas ha sido evaluada empíricamente, ya que muchas de las

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

invasiones animales se han producido en medios insulares, caracterizados por una relativa pobreza en especies de patógenos. Por el contrario, sí hay evidencias en el sentido contrario, es decir, de la transmisión de enfermedades desde las especies invasoras a las nativas. Son llamativos los estudios realizados en Hawai, donde la introducción de aves exóticas portadoras de malaria y viruela aviar condujo a la reducción poblacional e incluso la extinción de varias aves nativas, cuyo sistema inmunológico no fue capaz de responder frente a estos nuevos patógenos. Este mecanismo beneficia indirectamente a la especie invasora, ya que la transmisión de patógenos a la fauna nativa reduce la competencia con la misma por los recursos y facilita el éxito de las invasoras.

En definitiva, el estudio del escape de enemigos en animales resulta complicado por su complejidad, pero también extremadamente estimulante. Los continuos avances en el conocimiento sobre epidemiología, sistema inmunológico, y las relaciones parásito-hospedador permitirán, sin duda, delimitar mejor el papel del escape de patógenos en el éxito de las invasiones animales.

Referencias

Blumenthal, D.M. (2006). "Interactions between resource availability and enemy release in plant invasion". *Ecol. Lett.* 9: 887-895.

Colautti, R.I.; Ricciardi, A.; Grigorovich, I.A.; MacIsaac, H.J. (2004). "Is invasion success explained by the enemy release hypothesis?". *Ecol. Lett.* 7: 721-733.

Colautti, R.I.; Muirhead, J.R.; Biswas, R.N.; MacIsaac, H.J. (2005). "Realized vs apparent reduction in enemies of the European starling". *Biol. Invas.* 7: 723-732.

Fagan, W.F.; Lewis, M.; Neubert, M.G.; Aumann, C.; Apple, J.F.; Bishop, J.G. (2005). "When can herbivores slow or reverse the spread of an invading plant? A test case from Mount St. Helens". *Am. Nat.* 166: 669-685.

Joshi, J.; Vrieling, K. (2005). "The enemy release and EICA hypothesis revisited: incorporating the fundamental difference between specialist and generalist herbivores". *Ecol. Lett.* 8: 704-714.

Keane, R.M. y Crawley, M.J. (2002). "Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis". TRENDS *Ecol. Evol.* 14: 164-170.

Liu, H.; Stiling, P. (2006). "Testing the enemy release hypothesis: a review and meta-analysis". *Biol. Invas*. 8: 1535-1545.

Maron, J.L. y Vilà, M. (2001). "Do herbivores affect plant invasions? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses". *Oikos* 95: 361-373.

Messing, R.H. y Wright, M.G. (2006). "Biological control of invasive species: solution or pollution?". *Front. Ecol. Environ*. 4: 132-140.

Parker, J.D.; Burkepile, D.E.; Hay, M.E. (2006). "Opposing effects of native and exotic herbivores on plant invasions". *Science 311*: 1459-1461.

Torchin, M.E.; Mitchell, C.E. (2004). "Parasites, pathogens, and invasions by plants and animals". *Front. Ecol. Environ*. 2: 183-190.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

La gambusia *(Gambusia holbrooki)* es un pez norteamericano muy invasor que desplaza a ciprinodóntidos ibéricos en peligro de extinción.

Fuente: Alcaraz, C.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Xavier Sans, Lidia Caño y Andy J. Green

8. Las especies invasoras reducen la diversidad de especies nativas y su integridad genética

Las invasiones biológicas han suscitado un creciente interés entre los científicos y los gestores debido a sus implicaciones en la conservación de la biodiversidad autóctona. A pesar de que no todas las especies exóticas llegan a desencadenar procesos de invasión, la proliferación de algunas de ellas constituye hoy en día la segunda causa de pérdida de biodiversidad, después de la destrucción de los hábitats. Según el Libro Rojo de la UICN de 2004, las especies exóticas invasoras son responsables de poner en peligro al 5,4% de las especies con algún grado de amenaza.

Las especies invasoras pueden producir cambios radicales en la abundancia y la integridad genética de especies nativas e incluso conducir a su extinción local. El impacto resulta particularmente grave cuando las especies nativas desplazadas están amenazadas o en peligro de extinción. Por ejemplo, en el río Ebro, el mejillón cebra (*Dreissena polymorpha*) desplaza a la llamada perla de río o almeja del Ebro *Margaritifera auricularia* que está en peligro de extinción. En los ríos españoles, dos especies de peces en peligro de extinción (*Aphanius iberus* y *Valencia hispanica*) están siendo amenazadas por la gambusia (*Gambusia holbrookii*). Además, se ha estimado que esta especie amenaza a unas 35 especies de peces en todo el mundo.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

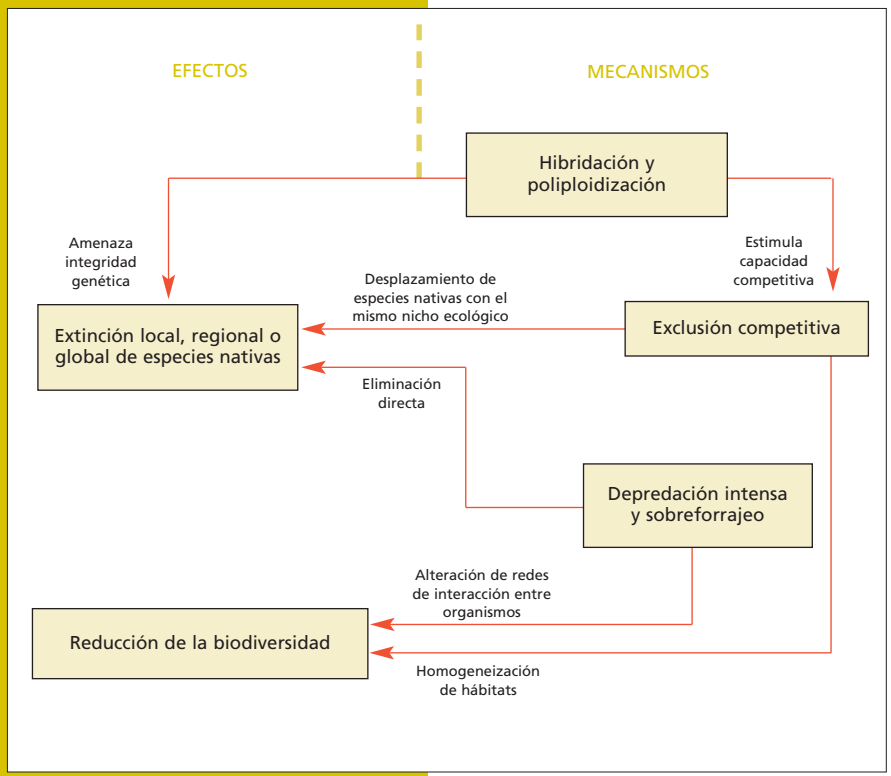


Figura 8.1. Principales efectos y mecanismos de las especies exóticas invasoras sobre las poblaciones de las especies nativas, las comunidades y los ecosistemas invadidos.

Fuente: Sans, X.

Las especies introducidas también pueden reducir la diversidad de especies en los ecosistemas afectando a diferentes niveles tróficos. Los mecanismos por los cuales las especies invasoras consiguen reducir la diversidad nativa dependen de cada caso y son de naturaleza diversa. A continuación se exponen los mecanismos más comunes (figura 8.1.).

Las especies invasoras pueden desplazar especies nativas por herbivoría o depredación

En el caso de los animales, la depredación es el mecanismo más frecuente por el que las especies invasoras pueden tener un impacto directo sobre la biodiversidad. Se han documentado casos extremos como el de la introducción de la perca del Nilo en el Lago Victoria en África, que ya ha eliminado o amenaza a más de 200 de las 300-500 especies de Cichilidos nativos. Otro ejemplo es la rana toro americana (*Rana catesbeiana*), que ha causado extinciones locales por ingestión de otras especies de ranas nativas en California. En España, la rana toro ha escapado de las granjas de cultivo y ya se ha asilvestrado en Extremadura, por lo que se teme que desplace a las especies ibéricas, como la rana común, *Rana perezi*.

En Europa, la introducción del visón americano (*Mustela vison*) ha tenido un impacto importante sobre otros animales nativos por depredación. En orillas de aguas continentales, el visón americano depreda aves que nidifican en el suelo (rállidos, anátidas y láridos) lo que puede causar la extinción local de las mismas. En Italia se ha documentado la destrucción y depredación de nidos y jóvenes de diversas especies de aves por parte del coipu (*Myocastor coypus*). Un caso más

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

cercano lo encontramos en las marismas del Parque Nacional de Doñana, donde el declive de dos especies de gasterópodos nativos, *Lymnaea peregra* y *L. stagnalis,* ha coincidido con la introducción del cangrejo americano (*Procambarus clarkii*) que incluye a los gasterópodos en su dieta.

Los animales invasores pueden además tener un efecto sobre la vegetación nativa a través de una gran presión de herbivoría. El coipu puede llegar a causar la extinción local de plantas como los nenúfares (*Nymphaea* spp.), los carrizos (*Phragmites* spp.) y las aneas (*Typha* spp.) debido al sobreforrajeo. El cangrejo americano también puede producir un impacto importante. Tras la introducción del cangrejo en los lagos de León, el 60% de la biomasa de plantas sumergidas fue destruido en dos semanas en el lago de Chozas y 7 especies de macrófitos sumergidos desaparecieron en el lago Cabañas.

Las especies invasoras pueden desplazar especies nativas por competencia

Cuando una especie introducida ocupa el mismo nicho ecológico que una especie autóctona, pero con mayor eficacia, la autóctona puede extinguirse localmente. La mayor capacidad competitiva de la especie invasora frente a la nativa puede ser el resultado de competencia por explotación o por interferencia.

La competencia por explotación de los recursos se da cuando los organismos requieren un recurso concreto y un organismo consume una parte importante de dicho recurso reduciendo la disponibilidad para los demás organismos.

Cuando los recursos no son limitantes, las especies invasoras pueden explotarlos con mayor eficiencia que las especies nativas. En el caso de las plantas, se ha demostrado que la capacidad competitiva de diferentes especies invasoras está en relación con su gran capacidad de crecimiento. Por ejemplo, la falsa acacia (*Robinia pseudoacacia*) consigue competir con la vegetación autóctona y desplazarla mediante su gran eficiencia fotosintética y crecimiento agresivo. Además, fija en el suelo nitrógeno atmosférico que ella misma utiliza debido a su crecimiento más rápido. Todo ello ha favorecido que en Italia y Suiza la falsa acacia haya remplazado valles enteros de castaños. La hierba de la Pampa (*Cortaderia selloana*) compite con éxito con las especies nativas por la luz, humedad y nutrientes debido a su rápido crecimiento y acumulación de una gran biomasa aérea y subterránea. Otro ejemplo podemos encontrarlo en el ailanto (*Ailanthus altissima*), que forma poblaciones muy densas

Explorar nuevas oportunidades ecológicas y aprender nuevos comportamientos es particularmente ventajoso para invadir hábitats perturbados. En Australia, la urraca australiana *(Gymnorhina tibicen)* se alimenta principalmente de invertebrados. Sin embargo, en Nueva Zelanda, donde la especie fue introducida a finales del siglo XIX para el control de plagas agrícolas, las aves se han convertido en un recurso importante para la especie.

Fuente: Sol, D.

Esta mariquita *(Harmonia axyridis)* introducida a través de invernaderos depreda sobre otros insectos.

Fuente: Roy, H.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

La trucha *(Salmo trutta)* es una especie autóctona en la Península Ibérica pero se ha introducido en zonas donde no se encontraba. Estas repoblaciones afectan a las poblaciones nativas por introgresión genética.

Fuente: Aparicio, E.

e impenetrables que compiten con las especies autóctonas.

En el caso de los animales, la dominancia del invasor sobre el autóctono cuando comparten un mismo nicho, a menudo está relacionado con el mayor tamaño y capacidad reproductiva del invasor o bien con la mayor amplitud de su nicho trófico. Por ejemplo el galápago de Florida (*Trachemys scripta elegans*) puede excluir a las otras especies (galápago leproso (*Mauremys caspita)* y europeo (*Emys orbicularis*)) de los hábitats con mayor insolación gracias a que alcanza tallas superiores, produce mayor descendencia, tiene una madurez sexual más temprana y su dieta es más variada que en el caso de los galápagos autóctonos. Del mismo modo, el visón americano está contribuyendo al retroceso del visón europeo (*Mustela lutreola*) en Europa debido a que es más agresivo, tiene un mayor tamaño y camadas más numerosas que éste último. Además, el camarón de salmuera americana *Artemia franciscana* introducida por acuicultores ha eliminado las especies autóctonas (*A. salina* y varias cepas partenogeneticas) de *Artemia* de la bahía de Cádiz y el delta del Ebro porque es más fecunda y se desarrolla más rapidamente.

Por otro lado, las especies invasoras pueden tener una mayor tolerancia a la limitación de recursos que las especies nativas. De manera general, la especie

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

que es capaz de explotar un recurso limitante al nivel más bajo es la que domina competitivamente en ese ambiente. En este sentido, algunas especies invasoras se establecen en hábitats con recursos limitantes donde sus características les permiten adquirir ventajas sobre las especies autóctonas. Por ejemplo, en las dunas y roquedos litorales caracterizados por un gran estrés hídrico, *Carpobrotus sp*., compite exitosamente por la luz y el agua y desplaza a las especies nativas, poniendo en peligro especies endémicas y raras características de este tipo de hábitats. Igualmente, la chumbera (*Opuntia ficus-indica)* compite con ventaja en zonas áridas y laderas soleadas.

En medio acuático, los humedales litorales (estuarios) situados en las zonas de interacción entre los ríos y el mar son colonizados sólo por un reducido número de especies vegetales, a menudo de gran interés para la conservación, adaptadas al efecto de las mareas y de la salinidad. En los estuarios del Cantábrico, en la zona halófila donde el nivel de salinidad es muy elevado *Spartina patens* es capaz de formar comunidades monoespecíficas al competir exitosamente con especies autóctonas como *Juncus maritimus* y *Elymus pycnanthus*. Además, puede invadir áreas relativamente bien conservadas donde representa un peligro para muchas especies como el endemismo *Apium graveolens subsp. butronensis*. Algo parecido ocurre con la especie sudamericana *Spartina densiflora* que ha creado praderas monoespecificas en las marismas del Odiel y de Doñana.

Macho de la malvasía canela norteamericana *(Oxyura jamaicensis)*. Esta especie se hibrida con la malvasía cabeciblanca europea *(Oxyura leucocephala)*.

Fuente: Hulme, M/Wildfowl and Wetlands Trust.

La competencia por interferencia se da cuando un organismo impide indirectamente a su competidor el acceso a un recurso común. La competencia por interferencia está muy relacionada con determinadas ventajas de comportamiento respecto a las especies nativas. Un ejemplo interesante es el de la hormiga argentina *Linepithema humile*. Parte de su gran

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

éxito se debe a la formación de supercolonias en las áreas de introducción, lo que conduce a que en los lugares de introducción no presente agresividad con su propia especie pero sí con otras especies.

Las plantas invasoras pueden desplazar a las nativas mediante alelopatía. Las plantas vasculares producen compuestos químicos como resultado de sus procesos metabólicos. En algunos casos estas sustancias pueden resultar tóxicas para las plantas adyacentes. Este mecanismo recibe el nombre de alelopatía, y cuando es ejercido por las plantas invasoras puede producir un impacto sobre la comunidad vegetal nativa. Por ejemplo, se ha demostrado que el ailanto libera toxinas que pueden causar una alta mortalidad de plántulas de diversas especies sin producir ningún perjuicio en sus propias plántulas. Del mismo modo, las flores de la mimosa plateada caídas al suelo pueden inhibir la germinación y el crecimiento de varias especies herbáceas.

Las plantas invasoras pueden atraer a los polinizadores más intensamente que las plantas nativas. De este modo, a través de la alteración del comportamiento alimenticio de los polinizadores nativos, las plantas introducidas pueden tener un efecto indirecto sobre la fecundidad de las plantas nativas, tema que se trata con más detalle en el capítulo 6. Aunque este efecto es difícil de demostrar, un estudio realizado sobre la especie europea *Lythrum salicaria* invasora en EE.UU., reveló que poblaciones muy densas de esta especie pueden reducir la frecuencia de visitas del polinizador y la producción de semillas de la especie nativa americana del mismo género, *Lythrum alatum*. Del mismo modo, un estudio realizado en Alemania ha constatado que en las zonas invadidas por la especie asiática *Impatiens glandulifera* la frecuencia de las visitas de los abejorros polinizadores en esta especie es hasta 4 veces mayor que en las especies nativas.

La gran producción de flores atractivas para los insectos del ailanto y la falsa acacia podría afectar negativamente la polinización de las especies nativas con las que conviven, además de los efectos ya mencionados. Sin embargo este efecto no es siempre evidente. Aunque la espectacular floración de *Carpobrotus* spp. en las islas Baleares induce a pensar en una posible competencia por polinizadores con las especies nativas del mismo hábitat, un estudio reveló que tal efecto puede ser negativo, neutro o incluso positivo dependiendo de la especie nativa estudiada.

Las especies invasoras pueden eliminar a las especies nativas por transmisión de patógenos

Las especies introducidas pueden ser vectores de introducción de parásitos y patógenos que pueden ser transmitidos a especies autóctonas emparentadas. Un caso emblemático de graves consecuencias en Europa fue la introducción de la filoxera (*Daktulosphaira vitifoliae* (Fitch, 1854)) asociada a la introducción de cepas americanas de la vid (*Vitis*). Este pulgón que ataca la raíz de la vid europea, *Vitis vinifera*, causó una auténtica plaga que arrasó los viñedos franceses, ingleses y españoles a finales del siglo XIX. Hoy en día la supervivencia de la vid europea sólo es posible mediante el injerto en pies de vid americana.

Actualmente en España existen diversos casos documentados en los que la introducción de animales portadores de diferentes patógenos está afectando a las especies nativas. Ell visón americano es portador de varias enfermedades entre las cuales el Parvovirus de la Enfermedad Aleutiana (ADV) es una patología incurable que afecta ya al visón europeo en España. El cangrejo americano es portador sano de la afanomicosis, letal para los cangrejos autóctonos. Aunque el hongo de la afanomicosis ya estaba presente en España, el cangrejo americano además de contribuir a su propagación, ha

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

introducido una nueva cepa que es más tolerante a las variaciones de temperatura. Esto puede tener graves consecuencias para los cangrejos nativos. El coipu también es vector de patógenos de importancia para la salud humana y animal (*Fasciola hepatica*, leptospiras y *Echinococcus multilocularis)*.

En Europa también existen casos destacables que con el tiempo podrían hacerse extensivos a España. El mapache (*Procyon lotor*) es portador de diversas enfermedades infecciosas. La mayoría de las poblaciones de animales en Europa están infectadas por la lombriz intestinal del mapache (*Baylisascaris procyonis*), la cual causa encefalitis severa en diversas aves y mamíferos, incluido el hombre. El nematodo chupador de sangre asiático *Asworthius sidemi* fue introducido en Polonia a través del ciervo sika (*Cervus nipon*), donde afectó al 100% de las poblaciones de visón Europeo (*Bison bonasus*), a una especie de corzo amenazada globalmente (*Capreolus capreolus*) y al ciervo rojo (*Cervus elaphus*).

Las babosas *(Arion lusitanicus)* causan estragos en la agricultura de los países del norte de Europa.

Fuente: Weidema, I.

Las invasiones pueden amenazar la integridad genética de las especies nativas por hibridación y contaminación genética

Uno de los principales efectos del aumento del número de especies exóticas y la continua alteración de los ecosistemas es el intercambio genético entre taxones genéticamente relacionados (hibridación). La hibridación puede producirse de manera accidental mediante el cruzamiento entre especies exóticas y nativas o entre exóticas. Sin embargo, también es posible encontrar en la naturaleza híbridos resultado de la introducción y posterior expansión de

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Cangrejo chino *(Eirocheir sinensis)*.

Fuente: Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía.

híbridos naturales o artificiales procedentes de programas de mejora genética. El cruzamiento entre poblaciones de la misma especie pero de diferente origen geográfico también puede conllevar cambios genéticos.

La hibridación puede ser una amenaza para la integridad genética de las especies afectadas, particularmente destacable en el caso de algunas especies endémicas y relictas que puede, en casos extremos, implicar la extinción de sus poblaciones. Además, la hibridación puede ser un estímulo para la evolución de la capacidad invasora. La hibridación que afecta, desde un punto de vista genético, a las especies y poblaciones implicadas, también puede tener consecuencias ecológicas más allá de las especies implicadas. Las principales consecuencias ecológicas de la hibridación se manifiestan cuando las nuevas poblaciones híbridas son capaces de expandirse y afectar negativamente a las otras especies que viven en los hábitats invadidos.

La hibridación, una amenaza para la integridad genética

La principal consecuencia negativa de la hibridación es la pérdida de diversidad genética y la pérdida de poblaciones localmente adaptadas. Quizás el caso más emblemático es el de la hibridación entre la malvasía cabeciblanca, *Oxyura leucocephala* y la malvasía canela norteamericana *Oxyura jamaicensis*. La malvasía cabeciblanca es un pato buceador que se distribuye desde España en el límite occidental hasta Mongolia en el límite oriental. Hoy en día, se estima una población mundial de entre 8.000 y 14.000 ejemplares, frente a los cientos de miles estimados a principios de siglo XIX. El drenaje de la mayoría de los humedales utilizados por la especie es la causa más importante de este descenso. Además, esta especie es especialmente susceptible a la caza, ya que frente al peligro suele nadar o bucear en vez de volar como los demás patos. En España ha estado al borde de la extinción. En el

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

año 1977 en las lagunas andaluzas se tenían censados tan sólo 22 ejemplares.

La malvasía canela, muy abundante en su área nativa, fue introducida en el Reino Unido en los años 60 donde se expandió rápidamente hasta alcanzar los 5.000 ejemplares en el año 2000. En las anátidas, es frecuente que los híbridos sean fértiles. Desafortunadamente, este es el caso de las malvasías. En España, el primer avistamiento de un híbrido tuvo lugar en el año 1991. Desde entonces se han puesto en marcha costosos programas de búsqueda y control, tanto de la malvasía canela como del híbrido con el objetivo de eliminar la especie exótica del continente europeo.

Un reciente estudio molecular en la Estación Biológica de Doñana ha investigado los procesos de hibridación entre las dos malvasías. El análisis detallado de 28 híbridos recolectados en España demostró que 18 fueron de primera generación (F1), de entre los cuales la mayoría fueron el resultado de cruces entre machos de cabeciblanca y hembras de canela. Siete fueron el resultado de retrocruces entre híbridos F1 y cabeciblancas, y los tres restantes fueron retrocruces entre híbridos F1 y canelas. Estos resultados confirman el potencial que tiene la malvasía canela para causar introgresión genética en la población de cabeciblanca. Sin embargo, entre las 63 cabeciblancas "puras" analizadas, no se encontraron genes de la canela procedente de cruces entre las especies en generaciones anteriores. Sin duda, esto se debe al esfuerzo realizado de búsqueda y eliminación de las canelas y los híbridos en el campo. Esta campaña ha permitido ganar tiempo para que las poblaciones de canela en otros países puedan ser controladas.

La integridad genética de las especies nativas comunes también puede verse amenazada por la hibridación introgresiva con una especie introducida. La hierba cordón (*Spartina foliosa*) se hibrida con la exótica de origen europeo *S. alterniflora* en las marismas litorales de la bahía de San Francisco. A pesar de que las poblaciones de la especie introducida son pequeñas, el polen de *S. alterniflora* es mucho más eficaz y aumenta extraordinariamente la producción de semillas de *S. foliosa*. En consecuencia se está produciendo una dilución de la reserva genética de la especie nativa.

La repoblación con poblaciones de peces de la misma especie pero de diferente origen geográfico puede conllevar cambios genéticos en las poblaciones nativas. Esta hibridación puede ocasionar la homogeneización de las poblaciones nativas de diferentes áreas geográficas. La hibridación entre las poblaciones exóticas y autóctonas conlleva riesgos genéticos que varían en función de las características genéticas de cada población, la proporción de individuos repoblados y residentes y el potencial de introgresión después de la hibridación. En este sentido, la repoblación con truchas (*Salmo trutta*) ha originado un elevado nivel de introgresión en las poblaciones de trucha del centro de España después de diversas repoblaciones con poblaciones exóticas. Las poblaciones *S. trutta* también se híbridan con el salmón *S. salar*, representando una amenaza para pequeñas poblaciones de la misma.

Las plantas de jardín son, a menudo, fuente de nueva información genética que se puede incorporar a las poblaciones naturales. La hibridación entre plantas cultivadas y especies arvenses es un fenómeno común. El rábano doméstico (*Raphanus sativus*) se cruza con el rábano silvestre (*R. raphanistrum*) y los híbridos proliferan y abundan en los cultivos y hábitats ruderales de la región mediterránea. La incorporación de genes desde las plantas cultivadas transgénicas a las plantas silvestres puede también conllevar consecuencias negativas desde un punto de vista ecológico y económico si dichos genes confieren ventajas a las plantas silvestres en términos de capacidad reproductiva o resistencia a los enemigos naturales (capítulo 7).

La hibridación, un estímulo para la invasión

La hibridación entre especies, o entre poblaciones genéticamente divergentes, no sólo constituye una grave consecuencia de las invasiones biológicas, sino que puede a su vez

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Senecio pterophorus, planta exótica de origen sudafricano introducida recientemente en Europa, forma densas y extensas poblaciones en hábitats perturbados de Cataluña.

Fuente: Castells, E.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

favorecer el proceso de invasión al representar un estímulo para la evolución de la capacidad invasora. La hibridación comporta la obtención de genotipos y fenotipos diferentes resultado de la combinación de los atributos de los individuos parentales.

El aumento de la variación genética puede contribuir a la capacidad invasora de diversas especies vegetales lo que se conoce como vigor híbrido. La mayor variación genética, heterocigosidad y diversidad alélica que caracteriza a las poblaciones híbridas puede proporcionar una gran oportunidad para que se produzcan cambios evolutivos de carácter adaptativo mediante la selección natural de dichos híbridos. El cruzamiento entre *Carpobrotus edulis* y *C. acinaciformis*, ambas de origen sudafricano, ha tenido lugar en diversas islas mediterráneas. Actualmente los híbridos resultantes son muy invasores y están amenazando diversas especies nativas del género *Limonium*.

Diversas especies invasoras poseen mecanismos genéticos o reproductivos que permiten estabilizar la primera generación de híbridos y en consecuencia pueden fijar genotipos. En las plantas, estos mecanismos incluyen la adquisición de nuevos conjuntos de cromosomas por poliploidia, la agamospermia o producción de semillas de forma asexuada y la multiplicación vegetativa. El cruzamiento entre *Fallopia japonica* var. *compacta* y *F. japonica* var. *japonica* origina el inter fértil híbrido alopoliploide *Fallopia* x *bohemica* con un vigoroso crecimiento rizomatoso que reduce el establecimiento y crecimiento de las especies nativas de la comunidad.

Spartina anglica, considerada una de las especies invasoras más agresiva por la IUCN, es un alotetraploide procedente del híbrido estéril *S.* x *townsendii* (resultado del cruzamiento entre la europea *S. maritima* y la americana *S. alterniflora)* que se propaga vegetativamente de manera eficaz. El análisis genético de *S. anglica* muestra una extraordinaria uniformidad genética de los individuos, sin embargo el origen alopoliploide originó vigor híbrido. *S. anglica* originaria de Inglaterra, se ha plantado en diversos países europeos para el control de la erosión costera. La invasión y expansión de sus poblaciones ha conllevado la exclusión de numerosas especies vegetales nativas y la reducción de hábitats favorables para diversas anátides y ardeidas.

Las poblaciones pequeñas de las especies exóticas pueden acumular mutaciones recesivas perjudiciales por deriva genética y depresión endogámica, por lo que los alelos ligeramente perjudiciales se pueden fijar y comportar una lenta erosión de la eficacia reproductiva. La hibridación entre poblaciones podría conllevar una reducción en la carga genética mutacional y contribuir a hacer frente a les efectos de la deriva genética y la depresión endogámica. El intercambio de genes entre poblaciones es, a menudo, favorable debido a que enmascara los alelos recesivos perjudiciales y reintroduce alelos beneficiosos. Se ha sugerido que la capacidad invasora de las especies exóticas puede aumentar como resultado del flujo génico originado por introducciones múltiples desde su área geográfica de origen. A pesar de que todavía se dispone de escasos datos empíricos que apoyen dicha hipótesis, estudios recientes muestran cómo el flujo genético desde poblaciones originales sudafricanas puede promover la capacidad invasora de *Senecio pterophorus*, exótica de origen sudafricano que recientemente ha invadido diversos hábitats de Cataluña.

Las especies invasoras pueden reducir la biodiversidad en los ecosistemas

Las especies invasoras no sólo afectan a especies nativas concretas, sino también pueden reducir la biodiversidad nativa a nivel de la comunidad o del ecosistema. Cuando el organismo invasor es extremadamente competitivo, puede incluso formar áreas monoespecíficas.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Tabla 8.1. Efecto de especies exóticas sobre la biodiversidad. Se indica el nombre científico y común, el hábitat invadido y los mecanismos de invasión.

TAXON	NOMBRE COMÚN
Algas y helechos	
Azolla filiculoides	Helecho de agua
Caulerpa taxifolia	Caulerpa
Sargassum muticum	Sargazo
Plantas vasculares	
Acacia dealbata	Mimosa plateada
Ailanthus altissima	Ailanto
Baccharis halimifolia	Chilca
Carpobrotus sp.	Uña de gato
Cortaderia selloana	Hierba de la Pampa
Eichhornia crassipes	Jacinto de agua
Opuntia ficus-indica	Chumbera
Robinia pseudoacacia	Falsa acacia
Senecio inaequidens	Senecio del Cabo
Spartina patens	
Invertebrados	
Dreissena polymorpha	Mejillón cebra
Linepithema humile	Hormiga argentina
Procambarus clarkii	Cangrejo rojo o americano
Vertebrados	
Gambusia holbrooki	Gambusia
Mustela vison	Visón americano
Myocastor coipu	Coipu
Oxyura jamaicensis	Malvasía canela
Trachemys scripta elegans	Galápago de Florida

En medio marino el caso más evidente es el del alga *Caulerpa taxifolia* que produce la homogeneización de los hábitats y particularmente de las praderas de *Posidonia*. Los matorrales del jacinto de agua (*Eichhornia crassipes*) que flotan en el río, también afectan de manera directa al conjunto de la comunidad debido a que su sistema de raíces enlazadas puede arrastrar tortugas, culebras, caracoles e incluso pueden desarraigar especies nativas emergentes. Sin embargo, en la mayoría de los casos, el impacto sobre la comunidad es indirecto y ocurre cuando las especies invasoras alteran las redes de interacción entre especies nativas (ver capítulo 6 de este volumen).

En medio acuático, los organismos invasores pueden modificar el funcionamiento del ecosistema y ocasionar la pérdida de biodiversidad local. Por ejemplo, el cangrejo americano altera la turbidez del agua por sobreexplotación de macrófitos, lo que a su vez implica la disminución de la luz que penetra e impide la recolonización de macrófitos. Los herbívoros y carnívoros primarios (peces, larvas, moluscos) se ven así afectados indirectamente, pero también directamente ya que forman parte de la dieta del cangrejo americano.

La elevada densidad de gambusia puede provocar una serie de efectos en cadena. La desaparición de cladóceros y macro invertebrados por depredación puede generar el incremento de protozoos, rotíferos y fitoplancton. La descomposición del fitoplancton junto a la elevada cantidad de excrementos generados por la gambusia conduce a un enturbiamiento del agua, lo cual a su vez favorece la eutrofización y el crecimiento de algas. Todo ello puede reducir el oxígeno disponible y causar la desaparición de organismos más sensibles.

Entre los vegetales también encontramos ejemplos de efectos similares. El denso dosel del jacinto de agua puede limitar la llegada de luz a especies sumergidas y disminuir la concentración de oxígeno en el agua, lo que también puede afectar negativamente a las poblaciones de

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

HÁBITAT	EFECTO SOBRE LA BIODIVERSIDAD NATIVA	MECANISMOS
Aguas continentales	• Desplaza especies sumergidas	• Limita la llegada de luz
Aguas marinas calidas	• Homogeneiza ecosistema marino	• Competencia
Intermareal y sublitoral	• Desplaza al alga nativa *Gelidium spinosum*	• Competencia
Terrenos perturbados	• Impide establecimiento de vegetación pionera nativa	• Competencia por rápido crecimiento • Alelopatía
Terrenos perturbados	• Impide establecimiento de vegetación nativa	• Competencia por rápido crecimiento • Alelopatía
Marismas y terrenos perturbados	• Desplaza a vegetación nativa de colas de estuarios • Desplaza a aves nidificantes del carrizal	• Competencia • Indirectamente, al alterar la fisonomía vegetal
Zonas costeras: dunas, acantilados	• Desplaza especies de ecosistemas costeros, dunares y rocosos	• Competencia
Terrenos húmedos semiperturbados	• Impide establecimiento de vegetación pionera nativa	• Competencia por rápido crecimiento
Aguas continentales	• Desarraiga vegetales y arrastra animales • Desplaza especies sumergidas	• Desarrollo de rizomas • Indirectamente, al limitar la llegada de luz
Laderas y taludes soleados y áridos	• Impide establecimiento de vegetación nativa	• Competencia
Terrenos perturbados	• Impide establecimiento de vegetación nativa	• Competencia por rápido crecimiento
Márgenes viarios y pastizales	• Impide establecimiento de vegetación nativa	• Competencia
Marismas	• Desplaza especies nativas, entre otras, *Apium graveolens L. subsp. butronensis* (endemismo amenazado)	• Competencia
Aguas continentales (preferentemente)	• Desplaza bivalvos nativos, entre otros, *Margaritifera auricularia* (en peligro de extinción)	• Competencia
Terrenos húmedos (preferentemente)	• Desplaza hormigas, insectos y abejas nativas • Afecta insectos, pájaros, lagartos y pequeños mamíferos • Puede reducir el éxito reproductor de plantas nativas	• Competencia (unicolonialidad) • Depredación • Indirectamente, al desplazar a polinizadores y vectores de dispersión
Aguas continentales	• Desplaza al cangrejo nativo *Austropotamobius pallipes* • Desplaza macrófitos nativos • Desplaza gasterópodos nativos • Afecta a comunidades acuáticas • Puede intoxicar a niveles tróficos superiores	• Competencia y transmisión de la afanomicosis • Sobreforrajeo • Depredación • Indirectamente, al alterar las redes tróficas • Indirectamente, por transmisión de metales pesado acumulados
Aguas salobres cálidas y templadas	• Desplaza peces nativos, entre otros, *Aphanius iberus* y *Valencia hispanica* (amenazados) • Desplaza especies sumergidas	• Competencia y depredación de alevines • Indirectamente, al producir enturbiamiento del agua y eutrofización
Aguas continentales	• Desplaza al visón europeo *(Mustela lutreola)* • Puede desplazar aves nidificantes en riberas	• Competencia y transmisión del ADV • Depredación
Aguas continentales	• Elimina plantas nativas de humedales y lagos • Desplaza aves nidificantes en riberas	• Sobreforrajeo • Indirectamente, al eliminar la vegetación de ribera
Lagos de agua dulce y salobre	• Desplaza a la malvasía cabeciblanca, *Oxyura leucocephala* (amenazada)	• Hibridación y competencia
Aguas dulces, bahías y humedales	• Desplaza galápagos europeos	• Competencia

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

peces. El mismo efecto es causado por el helecho de agua (*Azolla filiculoides)* actualmente en expansión en el Parque Nacional de Doñana, ya que forma láminas sobre la superficie del agua impidiendo el intercambio gaseoso entre el aire y el agua y favoreciendo procesos de anoxia.

Además, los procesos de invasión pueden afectar la fisonomía de la vegetación y provocar un impacto importante en la avifauna nidificante. El coipu, al ejercer una gran presión de herbivoría sobre la vegetación, puede reducir la superficie utilizada por las aves acuáticas para la nidificación e incluso puede causar la extinción de diversas especies de aves. En la Reserva de la Biosfera de Urdaibai, la extensión del matorral de *Baccharis haliomifolia* desde la segunda mitad de los años 80 ha aumentado en detrimento de juncales hidrófilos y subhalófilos y de carrizales de *Phragmites australis*. Así, la presencia de especies nidificantes del carrizal como la buscarla unicolor (*Locustella luscinioides*), el barricerín común (*Acrocephalus schoenobaenus*) y el escribano palustre (*Emberiza schoeniclus*), puede verse reducida al reducirse el carrizal.

La información acerca de las invasiones biológicas de la que se dispone actualmente revela que los efectos de las especies invasoras sobre la biodiversidad nativa son diversos e impredecibles (tabla 8.1.). Por ello es necesario ampliar el conocimiento actual del impacto de las invasiones en España examinando cada caso particular con objeto de aplicar medidas adecuadas destinadas a minimizar dicho impacto.

Referencias

Bravo, C. y Bueno, F. (1999). "Mamíferos de España, 3. Visón Americano", *Mustela vison* Scherber, 1777. Galemys 11: 3-16.

Capdevila-Argüelles, L. y Zilletti, B. (2005). *"Issues in Bioinvasion Science"*. Springer, *The Netherlands.*

Capdevila-Argüelles, L.; García, A.I.; Orueta, J.F. et al (2006). *Especies exóticas invasoras: diagnóstico y bases para la prevención y el manejo.* Ed. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.

Caño, L. (2007). "Factores ecológicos y evolutivos que regulan la capacidad invasora de *Senecio pterophorus* D.C. y *S. inaequidens* D.C. (Asteraceae) en el NE de la Península Ibérica". Tesis doctoral. Universidad de Barcelona. 178 páginas.

Ellstrand, N.C.; Schierenbeck K.A. (2000). "Hybridation as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants?". *Proc Nat Acad Sci* 97: 7043-7050.

GEIB (2006). "TOP 20: Las 20 especies exóticas invasoras más dañinas presentes en España". *GEIB, Serie Técnica* N.2.

Mack, R.N.; Simberloff, D.; Lonsdale, W.M.; Evans, H.; Clout, M.N. y Bazzazz, F. (2000). "Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control". *Issues in Ecology Series,* 5. Ecological Society of America, Washington.

Muñoz-Fuentes, V.; Vilà, C.; Green, A. et al (2007). "Hybridization between white-headed ducks and introduced ruddy ducks in Spain". *Mol Ecol 16*: 629-638.

Silván, F., y Campos, J.A. (2002*). Estudio de la flora vascular amenazada de los arenales de la Comunidad Autónoma del País Vasco.* Departamento de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio, Gobierno Vasco.

Vilà, M.; Weber, E.; D'Antonio, C.M. (2000). "Conservation implications of invasion by plant hybridization". *Biol Inv* 2: 207-217.

Vilà, M.; Bacher, S.; Hulme, P. et al (2006). "Impactos ecológicos de las invasiones de plantas y vertebrados terrestres en Europa". *Ecosistemas: 2.*

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Pilar Castro, Álvaro Alonso,
Luis Santamaría y Óscar Godoy

9. Las especies invasoras modifican las propiedades de los ecosistemas

Introducción

La introducción de especies exóticas invasoras altera la estructura de las comunidades nativas, ya que implica cambios en la riqueza, diversidad o dominancia de las especies. Tales cambios de estructura generalmente repercuten en los ciclos de materia y en el flujo de energía de los ecosistemas, y a menudo suponen una alteración importante de su funcionamiento.

No existe un consenso a la hora de establecer relaciones entre la estructura y función de los ecosistemas. Hay autores que opinan que cada especie desempeña una función única, con lo que la entrada de cualquier invasora tendría repercusiones en el funcionamiento del ecosistema. Otros defienden que las especies de una comunidad se pueden agrupar en unos pocos "grupos funcionales", dentro de los cuales cada especie tendría efectos similares sobre los procesos ecosistémicos. Por ejemplo, atendiendo al ciclado del nitrógeno, las especies se pueden agrupar entre fijadoras y no fijadoras de nitrógeno atmosférico; o entre plantas con metabolismo C_3 y C_4 si atendemos a la eficacia de uso de agua; o entre herbáceas y leñosas, dependiendo de la capacidad para almacenar carbono; en el caso de animales, se pueden clasificar entre herbívoros o depredadores dependiendo

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

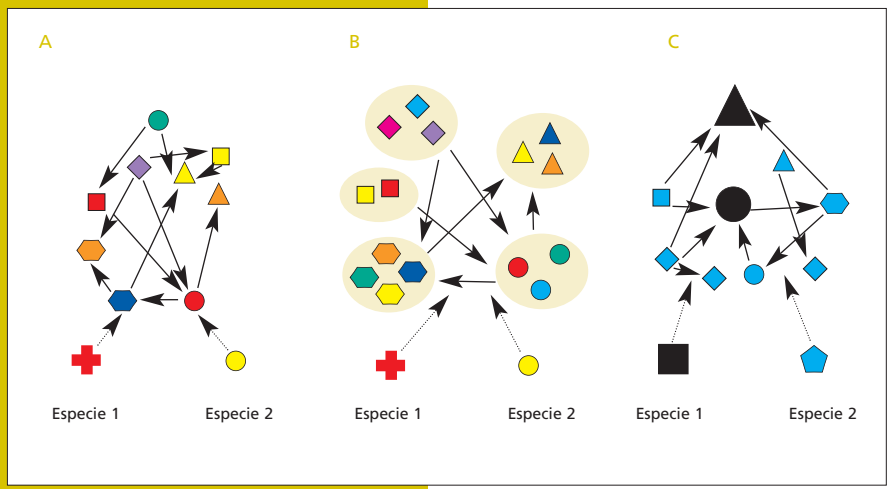


Figura 9.1. Modelos conceptuales sobre la influencia de las especies en el funcionamiento del ecosistema. En el modelo A se asume que cada especie desempeña una función única, con lo que la entrada de cualquier especie alterará el funcionamiento del ecosistema. En el modelo B las especies representadas con la misma forma desempeñan funciones similares (constituyen "grupos funcionales"). Por tanto, la entrada de la especie 1, que desempeña una función nueva, tendrá más repercusión que la entrada de la especie 2, cuya función ya está presente en el ecosistema. En el modelo C unas pocas especies, llamadas "clave", y representadas en negro, son las que vertebran el funcionamiento del ecosistema. De nuevo, la introducción de la especie 1, capaz de desempeñar una función clave, tiene más relevancia que la introducción de la especie 2.

Fuente: Castro, P.

del tipo de dieta. Según estos autores, el funcionamiento del ecosistema depende más de la diversidad e identidad de grupos funcionales que de la diversidad de especies, y la redundancia funcional entre especies contribuye a asegurar el mantenimiento de dichas funciones frente a la pérdida de especies o las fluctuaciones de su abundancia. Otros autores, sin embargo, otorgan especial relevancia a ciertas especies, las llamadas "especies clave", capaces de desempeñar funciones únicas y que, por tanto, vertebran los procesos del ecosistema. Por ejemplo, una especie clave puede ser un depredador situado en la cúspide de la pirámide trófica, ya que regula, directa o indirectamente, los tamaños poblacionales de todas las especies que se encuentran por debajo. Las dos últimas perspectivas tienen en común asumir que no todas las especies son igualmente relevantes para el funcionamiento de los ecosistemas. Por tanto, los efectos de una especie invasora en un ecosistema serán más drásticos si ésta representa un grupo funcional que no estaba presente en la comunidad, o si es capaz de desplazar a una especie clave sin asumir sus funciones (figura 9.1). Los casos de invasiones apoyan a menudo esta predicción, ya que muestran efectos muy dispares sobre los procesos de los ecosistemas invadidos. En los siguientes apartados revisaremos algunos ejemplos de eventos de invasión que han tenido un notable impacto en el funcionamiento del ecosistema invadido, analizando las causas de tal relevancia.

Efectos de especies invasoras sobre las redes de interacción

Entre los efectos documentados de invasiones biológicas, sin duda destacan los derivados de la alteración de las redes de interacción, sean éstas antagonistas (redes tróficas) o mutualistas (redes de polinización, de dispersión de semillas, redes planta-rizobio, etc.). Son numerosos los ejemplos de introducciones de depredadores que han generado efectos en cascada sobre la biota nativa, particularmente en ecosistemas

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

donde la ausencia de depredadores hacían que las numerosas presas fueran especialmente vulnerables a éstos (por ejemplo, aves insulares de Australia y Nueva Zelanda, fauna de ríos y lagos sin peces piscívoros). Entre los ejemplos más drásticos, es pertinente mencionar la introducción de la Perca del Nilo (*Lates niloticus*) en el lago Victoria en los años 50, con el fin de potenciar la producción pesquera del lago. Este voraz pez invasor ha causado la extinción de más de 200 especies de cíclidos endémicos, característicos de este lago y que lo convertían en un punto caliente de biodiversidad acuática. La pérdida de especies nativas y endémicas ha sido exacerbada por otros factores de presión antrópica, como la tala y quema de árboles para el secado del pescado y el aumento de la población e industrias, que han propiciado la eutrofización del agua y, con ello, la entrada de otras especies invasoras (como el jacinto de agua, *Eichhornia crassipes*).

Los efectos en cascada también han tenido lugar tras la introducción de herbívoros en ambientes libres de depredadores, con efectos a menudo devastadores sobre la flora nativa y, por tanto, sobre la productividad vegetal y las funciones que ésta provee, como el mantenimiento de la fertilidad del suelo. Probablemente el ejemplo más conocido es la introducción del conejo europeo, *Oryctolagus cuniculus*, en Australia, donde alcanzó densidades exorbitantes de población que arrasaron la vegetación nativa (incluyendo árboles adultos, que morían al ser descortezados) y causaron la pérdida de suelo en miles de kilómetros cuadrados de territorio.

La introducción de patógenos o parásitos de animales y plantas también causa a menudo efectos en cascada sobre todo el ecosistema. Por ejemplo, la extensión de la mixomatosis tras su inoculación por un médico francés causó el desplome masivo de las poblaciones de conejo europeo, con importantes repercusiones tanto sobre la vegetación (que probablemente se vio liberada de una importante presión de herbivoría) como sobre los numerosos depredadores que dependían de este recurso. En este caso, la función del ecosistema más afectada, su productividad secundaria, tuvo una repercusión económica mensurable en el mundo de la caza, que se vio privado de una de sus especies más codiciadas y hubo de responder mediante programas de cría y liberación, e incluso vacunado de conejos.

Las especies invasoras también pueden interferir en las redes de mutualismos, perturbando los delicados equilibrios establecidos entre las poblaciones de especies nativas a lo largo del tiempo evolutivo. El estudio de este tipo de efectos ha recibido poca atención hasta fechas recientes. Los ejemplos más importantes conciernen a la modificación de las redes de interacción entre plantas y polinizadores, o entre plantas y dispersores de semillas, con consecuencias a veces importantes para el reclutamiento de la flora nativa (descrita en más detalle en el capítulo 6). En otros casos, la alteración de la red de dispersión afecta a la resiliencia del ecosistema frente a perturbaciones periódicas. Un ejemplo llamativo es la interferencia de la hormiga argentina (*Linepithema humile*) en la relación mutualista entre plantas y hormigas de los matorrales sudafricanos. En estos ambientes, donde los incendios son frecuentes, las hormigas nativas ponen a salvo del fuego las semillas de muchas especies de plantas cuando las entierran en sus galerías. Sin embargo, la pequeña hormiga argentina ha desplazado por competencia a especies de hormigas nativas de mayor tamaño, que enterraban las semillas más grandes, provocando un aumento de los daños por fuego a éstas últimas. De esta manera, la invasión de esta especie del matorral sudafricano por la hormiga argentina ha conllevado la aparición de una nueva presión de selección en contra de las plantas que producen semillas grandes.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

El hidrozoo colonial *Cordylophora caspica* se ha extendido por todo el mundo desde el mar Caspio a través de las aguas de lastre o pegado en los cascos de los barcos. Compite por el espacio con organismos bentónicos y ocasiona daños importantes en los sistemas de refrigeración.

Fuente: Olenin, S.

Impactos de las especies invasoras sobre la producción primaria de los ecosistemas

La producción primaria de los ecosistemas suele estar limitada por uno o más de los recursos básicos para las plantas: agua, luz y nutrientes. Cuando una especie venida de fuera es capaz de alterar la disponibilidad del recurso limitante (ya sea aumentándola o reduciéndola), puede tener notables repercusiones sobre ésta.

Esto es lo que ha ocurrido con el mejillón cebra (*Dreissena polymorpha*), un bivalvo oriundo de la región pontocáspica que ha invadido las aguas continentales de buena parte de Norteamérica y Europa, incluyendo el río Ebro en la Península Ibérica (ver caso 2). Esta especie es un voraz filtrador: puede filtrar hasta 10 m^3 de agua por m^2 y día, reduciendo de un 30 a un 90% la densidad del fitoplancton y, en consecuencia, incrementando la claridad del agua (de un 20 a un 100%). Su proliferación también hace aumentar el ciclado de nutrientes y su concentración en el agua, al acumularse sus excrementos en ésta. El incremento de ambos recursos (luz y nutrientes) supone el caldo de cultivo ideal para la explosión demográfica de plantas y algas bentónicas en los ecosistemas acuáticos invadidos.

Otro caso de alteración de la producción primaria en ecosistemas de agua dulce es el del caracol manzana (*Pomacea canaliculata*). Este caracol, nativo de Sudamérica, fue introducido en Asia con fines

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

productivos. A partir de ahí ha conseguido invadir humedales naturales y artificiales, donde altera la dominancia entre los dos grupos principales de productores primarios: al reducir drásticamente la presencia de plantas acuáticas, favorece el crecimiento de fitoplancton, que se beneficia de la mayor entrada de luz en el agua y del menor consumo de nutrientes. Un efecto parecido ha causado el bígaro común (*Littoria littorea*) en las costas de Nueva Inglaterra y de Canadá: este herbívoro ha eliminado gran parte de las plantas marinas que favorecen la acumulación de sedimento a lo largo de la costa, transformando estas costas en rocosas y reduciendo la producción primaria de la comunidad litoral.

En los ecosistemas terrestres donde la producción primaria está limitada por la escasez de nitrógeno, la introducción de especies exóticas capaces de fijar nitrógeno atmosférico mediante simbiosis con microorganismos puede incrementar notablemente la producción. Este efecto es especialmente notable cuando las especies nativas carecen de esa capacidad (incorporación de un grupo funcional nuevo) o la realizan con menor eficacia que la invasora. Un caso bien documentado es el de *Myrica faya*, un arbusto de origen macaronésico, que fue llevado a las islas Hawai por los navegantes portugueses en el siglo XIX. Los suelos de estas islas, de origen volcánico, son deficitarios en nitrógeno, por lo que en la flora nativa predominan las especies capaces de crecer con muy poca demanda de nitrógeno. Entre la flora autóctona no existen fijadores de nitrógeno atmosférico, algo que sí puede hacer *Myrica faya* gracias a su asociación con microorganismos del género *Frankia*. Se ha estimado que la incorporación de nitrógeno al suelo realizada por esta invasora es hasta cinco veces mayor que la que se produce por vías naturales, lo que puede incrementar sustancialmente la producción primaria del ecosistema. De hecho, en un experimento de vivero se demostró que plántulas de dos árboles nativos de Hawai acumularon entre un 34 y un 93% más biomasa cuando crecieron en suelos recolectados bajo *Myrica faya* que si el suelo procedía de una zona no invadida. Aunque menos documentado, algo similar puede estar ocurriendo con la invasión de *Acacia melanoxylon* (una leguminosa fijadora de nitrógeno, procedente de Australia) en las dunas costeras del oeste de la Península Ibérica ya que en otros continentes esta especie se ha plantado para aumentar la productividad de los pastos que crecen bajo su dosel.

Otro caso similar es el de la invasión de diversas especies de herbáceas graminoides africanas en América, muchas de ellas con metabolismo C_4. Estas especies fueron llevadas al Nuevo Mundo, principalmente durante los siglos XIX y XX, con el fin de aumentar la producción forrajera. Allí se naturalizaron y propagaron por las sabanas y los bordes de los bosques neotropicales. Entre ellas destacan géneros como *Melinis, Hyparrhenia*, *Panicum, Brachiaria, Pennisetum, Andropogon, Chloris* o *Digitaria*. En la sabana neotropical de Venezuela se ha estimado que la sustitución de la gramínea nativa *Trachypogon plumosus* por la invasora africana *Hyparrhenia rufa* ha incrementado la producción de biomasa aérea en un 100%. Ello se debe a una mayor tasa fotosintética, a una mayor inversión en hojas y a una mayor eficiencia de uso de nutrientes en esta última.

Impactos de las especies invasoras sobre los ciclos biogeoquímicos

Existen evidencias de que algunas plantas invasoras modifican notablemente la capacidad de secuestrar carbono del sistema. En el caso antes mencionado de las gramíneas africanas

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Ammophila arenaria, una gramínea europea capaz de estabilizar las dunas, ha sido llevada a otros continentes donde no existen especies capaces de realizar esta función. La consecuencia es que está alterando la dinámica sucesional en las regiones que invade.

Fuente: Castro, P.

cultivadas en las sabanas tropicales americanas, las especies foráneas aumentan la entrada de carbono en el suelo, ya que tienen mayores tasas fotosintéticas, y además envían el carbono fijado a mayores profundidades que las nativas a las que desplazan, debido a la mayor profundidad de sus raíces. Este incremento de secuestro de carbono ha sido cifrado por algunos autores como de hasta 507 Mt más de carbono por año con respecto a lo que secuestra la sabana nativa, aunque otros autores cuestionan estos cálculos. Por el contrario, cuando la invasión supone una sustitución de vegetación leñosa por otra de carácter herbáceo, la capacidad de secuestro de carbono cae drásticamente.

El ejemplo previamente descrito de *Myrica faya* en las islas Hawai también permite ilustrar cómo la aparición de una especie fijadora de nitrógeno donde antes no existía esa función, altera notablemente el ciclo de este elemento. A las elevadas tasas de incorporación de nitrógeno atmosférico, habría que añadir que la hojarasca de esta especie se mineraliza más rápido, liberando el nitrógeno antes que la hojarasca de los árboles nativos. Algo similar se ha descrito en el *fynbos*, una peculiar comunidad arbustiva que se desarrolla sobre suelos oligótrofos en la región de El Cabo, Sudáfrica, donde la invasión de *Acacia saligna*, un arbusto australiano fijador de nitrógeno, está incrementando la disponibilidad de este elemento en los suelos, gracias al aporte de hojarasca rica en este elemento.

Sin embargo, también se han descrito ejemplos donde la especie invasora ralentiza el ciclado de nutrientes, bien porque los retiene durante mucho tiempo en las hojas o porque la hojarasca que aportan al suelo tarda mucho en descomponerse. Por ejemplo, *Rhododendron ponticum,* un arbusto originario de la cuenca del Mar Negro que ha invadido con éxito sotobosques del sur de Gran Bretaña y Bélgica, reduce la disponibilidad de nutrientes en el suelo debido a la posesión de compuestos que ralentizan la tasa de descomposición de su hojarasca. En Costa Rica, en los suelos de antiguos ambientes forestales transformados en pastos de *Hyparrhenia rufa*, se ha encontrado una menor tasa de mineralización que en los bosques tropicales adyacentes. Ello puede atribuirse a la elevada proporción carbono/nitrógeno que existe en la hojarasca de esta especie, lo que ralentiza el ciclo del nitrógeno y disminuye la disponibilidad de este elemento en el suelo. Esto, a su vez, favorece a la especie invasora, que es capaz de tolerar suelos más pobres en nutrientes que la vegetación nativa.

En el caso de las especies que invaden la península ibérica, se ha encontrado que el efecto sobre el ciclo de nutrientes puede ser dispar. En un

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

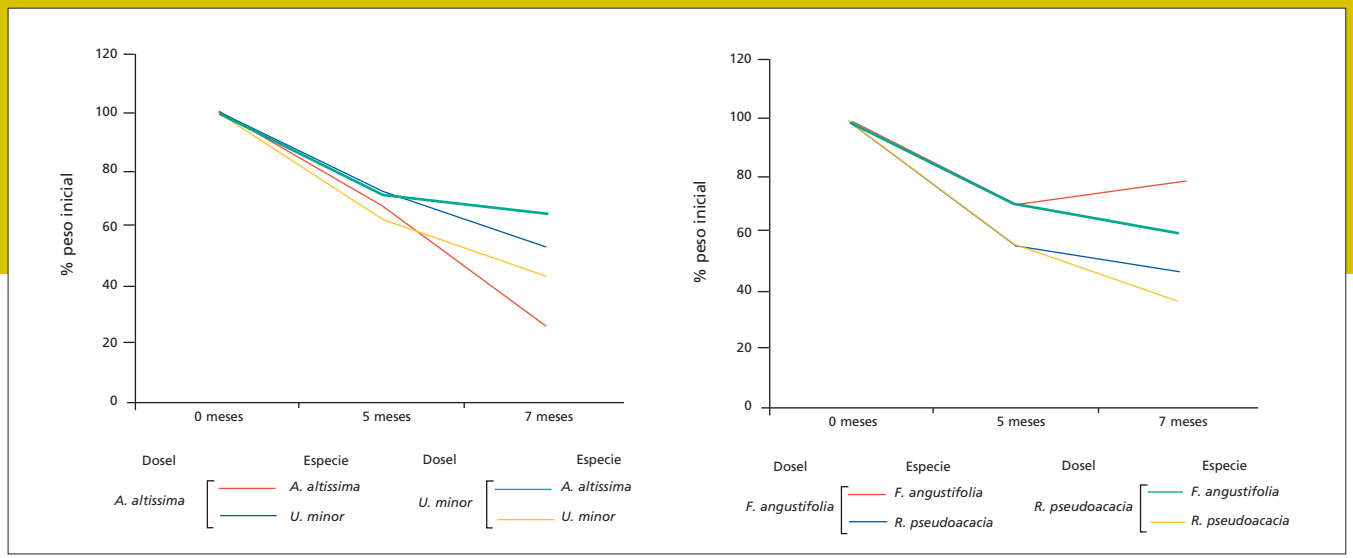


Figura 9.2. Resultados de un experimento en que se compara la tasa de descomposición de hojarasca entre dos pares de especies, compuestos por una exótica invasora *(Ailanthus altissima* y *Robinia pseudoacacia*) y una nativa con la que compite (*Ulmus minor* y *Fraxinus angustifolia*). Ambos experimentos se realizaron bajo el dosel de cada una de las especies que se comparaban. Se puede observar que en el caso de la izquierda fue la nativa la que se descompuso más despacio e hizo que la hojarasca de ambas especies se descompusiera más rápido bajo su dosel. En el caso de la derecha, ocurrió justo al contrario.

Fuente: Castro, P.

experimento de campo que comparó la tasa de descomposición de hojarasca entre dos árboles exóticos invasores y los árboles nativos con los que compiten, se encontró que en un caso la especie invasora (*Ailanthus altissima*) se descompuso más rápido que la nativa (*Ulmus minor*), mientras que en el otro fue la nativa (*Fraxinus angustifolia*) la que se descompuso más rápido que la invasora (*Robinia pseudoacacia*) (figura 9.2). Un ensayo más amplio realizado con 21 pares de especies, donde cada par estaba compuesto por una especie exótica invasora en España y una especie de la flora nativa filogenéticamente próxima, mostró que en el 28% de los casos la exótica se descompuso más rápido que la nativa, mientras que en el 61% ocurrió lo contrario. Ello probablemente se relaciona con el mayor número de casos en los que el contenido inicial de lignina de la hojarasca es mayor en la exótica que en la nativa. Respecto al contenido inicial de N, P, C de las hojas, en la mitad de los casos fue mayor en la nativa, mientras que en la otra mitad ocurría lo contrario (figura 9.3). Estos resultados sugieren que, aunque los efectos de las invasiones de plantas sobre el ciclo de nutrientes a escala local pueden tener distinto signo, a escala de la península ibérica cabe esperar que las invasiones tiendan a ralentizar el proceso de reciclado debido al aporte de una hojarasca más recalcitrante.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

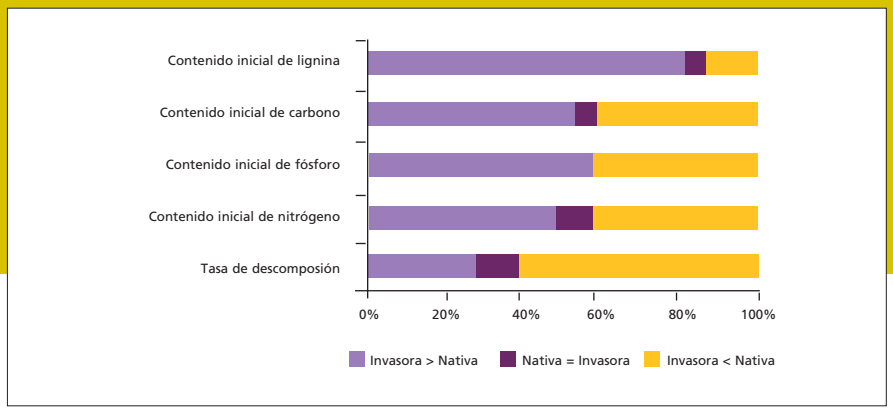


Figura 9.3. Resultados de un experimento en que se comparó la composición química inicial y la tasa de descomposición de hojarasca entre 21 pares de especies, compuestos por una exótica invasora en España y una nativa filogenéticamente próxima. El gráfico muestra el porcentaje de pares en que cada variable medida fue mayor, menor o igual entre la invasora y la nativa.

Fuente: Godoy, O.

Por otro lado, también cabe mencionar que el aporte de hojarasca exótica puede tener un efecto indirecto sobre el ciclo de nutrientes, mediado por los efectos que esta hojarasca produzca sobre la comunidad descomponedora del suelo. Estudios en otros lugares del planeta, como Hawai, sugieren que la descomposición bajo el dosel de especies con elevadas tasas de descomposición de hojarasca es más rápida que bajo el dosel de especies con hojarasca más recalcitrante. El estudio resumido en la figura 9.2 también apoya este resultado, ya que en los dos pares de especies comparados la descomposición es más rápida bajo el dosel de la especie que mostró mayor tasa de descomposición. Si este resultado es generalizable a la flora invasora de España, el efecto negativo de la hojarasca recalcitrante sobre la actividad descomponedora del suelo contribuiría aún más a retardar el ciclo de los nutrientes.

Impactos de las especies invasoras sobre el ciclo del agua

Cuando las especies invasoras muestran distinta estrategia de uso de agua que las nativas, la propagación de las invasoras puede tener consecuencias drásticas en el balance hídrico del ecosistema. En el *fynbos* sudafricano, se estima que la invasión por árboles exóticos de los géneros *Pinus, Acacia* o *Eucalyptus*, entre otros, puede incrementar la biomasa aérea entre tres y diez veces. Ello conlleva un drástico aumento del consumo de agua por transpiración y, por tanto, la reducción de la proporción de agua que fluye por las cuencas —de la que se nutre el consumo humano—. El efecto puede ser tan severo que algunos ríos y arroyos de la región de El Cabo han dejado de fluir o lo hacen de forma esporádica.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Simulaciones de los efectos de estas especies invasoras sobre la escorrentía superficial, realizadas mediante modelos hidrológicos, predicen una reducción del flujo de agua de un 10% en las zonas invadidas, lo que equivale a una pérdida de unos 350 m^3 de flujo por hectárea y año. Estos datos advierten de la relevancia del problema, ya que la propagación de estas especies puede conllevar restricciones al suministro de agua para uso agrícola, industrial, e incluso urbano.

Otro caso similar es el de las gramíneas africanas introducidas en América. Un estudio que compara diversas propiedades ecofisiológicas de estas gramíneas invasoras con las de las gramíneas nativas a las que desplazan, muestra que las primeras tienen mayores tasas de consumo de agua, al mostrar una mayor inversión de biomasa en hojas y mayores tasas de transpiración. Si a ello se le añade que los pastos invasores forman doseles más densos y con mayor índice de área foliar, la consecuencia de la sustitución de las gramíneas nativas por las africanas es un incremento de la evapotranspiración y de la interceptación de agua de lluvia y, por tanto un descenso de las tasas de recarga de acuíferos y de la escorrentía superficial. Sin embargo, cuando estos pastos exóticos desplazan vegetación leñosa (mediada en este caso por talas o incendios provocados por el hombre para transformar el bosque en pasto), el efecto sobre el balance hídrico es justo el contrario: un aumento en la escorrentía superficial, aunque acompañado de un incremento en el riesgo de erosión y pérdida de la fertilidad del suelo.

Impactos de las especies invasoras sobre regímenes de perturbación

Existen muchos ejemplos de plantas invasoras, procedentes de ambientes con alta frecuencia de incendios, que favorecen la aparición de fuegos y a su vez son favorecidas por ellos. Estas especies suelen producir grandes cantidades de materia vegetal muerta, fácilmente inflamable, y además poseen una elevada capacidad de rebrote y/o germinación que les permite recolonizar con gran eficacia el territorio quemado. Cuando estas especies invaden un ecosistema donde la flora local no está adaptada al fuego, pueden desencadenar un proceso que se retroalimenta a sí mismo, generando cambios drásticos en el ecosistema (figura 9.4). Éste es el caso de las especies de gramíneas africanas llevadas al Nuevo Mundo, que aumentan la probabilidad de incendios debido a la acumulación de grandes cantidades de necromasa, y además se benefician de que sus tasas de rebrote y germinación tras el fuego son muy superiores a las de las especies nativas. Se han descrito casos comparables para la gramínea europea *Bromus tectorum*, invasora en Norteamérica, y para la gramínea norteafricana *Ampelodesmos mauritanica*, invasora en el litoral de Cataluña.

Este circuito de retroalimentación, sin embargo, se puede frenar, e incluso revertir, con una intensa presión de pastoreo, ya que éste evita que se acumule necromasa y por tanto reduce la frecuencia e intensidad del fuego. Sin embargo, la eficacia del pastoreo como método para controlar a los pastos invasores depende de la capacidad de éstos para reponer la biomasa consumida. En algunos casos, esta capacidad es menor en las gramíneas exóticas, pero en otros es mayor, con lo que el pastoreo también contribuiría a aumentar la propagación de estas especies invasoras.

Un efecto más drástico se produce cuando el hombre deliberadamente utiliza el fuego para obtener pastos de zonas previamente forestadas. Esto está sucediendo en algunas regiones de la cuenca Amazónica, donde la quema de del bosque tropical crea un ambiente favorable para las gramíneas africanas, que a su vez se perpetúan en la zona aumentando la frecuencia del fuego. Si esta sustitución se produce a gran escala, puede tener notables

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

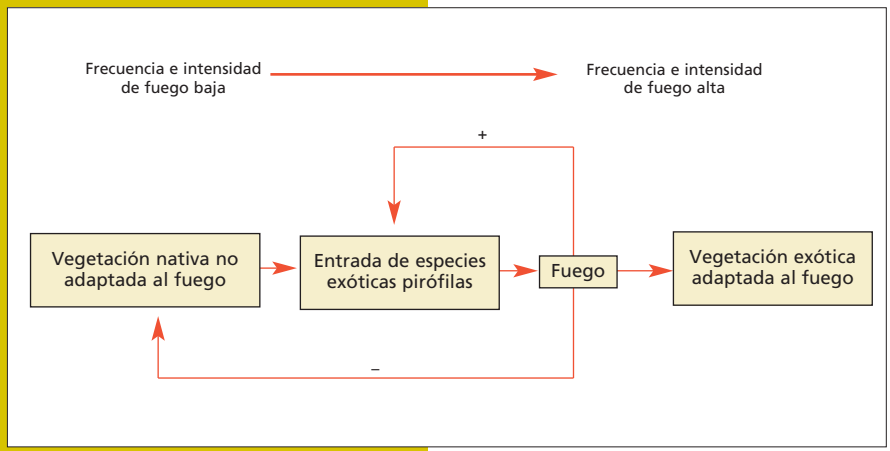


Figura 9.4. La introducción de especies exóticas adaptadas al fuego en un ecosistema donde esta perturbación es poco frecuente puede desencadenar un bucle de retroalimentación que finalice en un cambio radical de la vegetación dominante así como del régimen de incendios. Este bucle tendría lugar cuando la especie exótica favorece el fuego acumulando grandes cantidades de necromasa y a su vez es capaz de recolonizar con más eficacia que las nativas el terreno quemado.

Fuente: Castro, P.

repercusiones en el ciclo global del carbono, y con ello sobre el clima, ya que las praderas tienen una capacidad mucho menor para secuestrar carbono que los bosques tropicales.

Algunos eventos de invasión también pueden afectar a la estabilidad del sustrato, modificando la trayectoria sucesional sobre el mismo. Este es el caso de *Ammophila arenaria,* una gramínea originaria de Europa, capaz de instalarse en las dunas costeras e inmovilizar su avance. En ninguna otra parte del mundo existe una planta vascular con una capacidad comparable, por lo que a menudo se ha exportado a distintos continentes para estabilizar dunas. En muchos lugares, como la costa de Oregón en Estados Unidos, la especie ha escapado de las zonas de cultivo y se ha propagado por la línea de costa. Al frenar el movimiento de la arena y fijar las dunas modifica por completo el régimen natural de las zonas invadidas, hasta el punto de alterar la geomorfología. Una vez fijada la duna, puede comenzar una acumulación de materia orgánica, lo que aumenta la capacidad del sustrato para retener agua, así como de proporcionar nutrientes. Ello permite el asentamiento de otras especies que no toleran las condiciones de la duna móvil, desencadenando un proceso de sucesión totalmente diferente del que ocurre en dunas no invadidas. Estas alteraciones ambientales son perjudiciales para las gramíneas nativas que ocupaban las dunas y que ahora no son capaces de competir con *A. arenaria*.

Conclusiones

A lo largo de estos ejemplos ha quedado patente que las especies invasoras pueden alterar notablemente los procesos de los ecosistemas que invaden, ya sea la productividad, el régimen de perturbación o los ciclos biogeoquímicos. Estos cambios a menudo actúan como circuitos de retroalimentación, favoreciendo la propagación de la propia especie

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

causante, o la entrada de otras especies invasoras, que previamente no encontraban un nicho adecuado en el sistema original. Sin embargo todos estos ejemplos tan solo muestran las consecuencias inmediatas de las invasiones, algo así como la punta del iceberg, ya que la complejidad de las redes de interacción de los ecosistemas hace muy difícil prever los efectos indirectos desencadenados por cualquier alteración. A ello hay que añadir la incertidumbre sobre las respuestas de especies exóticas y nativas a los cambios ambientales que está provocando el hombre (aumento de la temperatura, de la deposición de nitrógeno, de la concentración de CO_2 en la atmósfera, etc.), y que puede generar nuevas oportunidades para que especies venidas de fuera se instalen con éxito en ecosistemas nativos.

Referencias

Carlsson, O.L.; Brönmark, C.; Hansson, L.A. (2004). "Invading herbivory: The Golden Apple Snail alters ecosystem functioning in Asian wetlands". *Ecology* 85: 1575-1580.

Craine, J.M.; Tilman, D.; Wedin, D.; Reich, P.B; Tjoelker, M.G.; Knops, J. (2002). "Funtional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species". *Funct Ecol* 16: 563-574.

Grigulis, K.; Lavorel, S.; Davies, I.D.; Dossantos, A.; Lloret, F.; Vilà, M. (2005). "Landscape-scale positive feedbacks between fire and expansion of the large tussock grass, *Ampelodesmos mauritanica* in Catalan shrublands". *Global Change Biology* 11: 1042-1053.

Hooper, D.U.; Vitousek, P.M. (1997). "The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes". *Science* 277: 1302-1305.

Lavorel, S.; Garnier, E. (2002). "Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail". *Funct Ecol* 16: 545-556.

Le Maitre, D.C.; Van Wilgen, B.W.; Chapman, R.A.; McKelly, D.H. (1996). "Invasive plants and water resources in the Western Cape province, South Africa: modeling the consequences of a lack of management". *J Appl Ecol* 33: 161-172.

Mack, R.N. (2003). "Phylogenetic constraint, absent life forms, and preadapted alien plants: a prescription for biological invasions". *Int J Plant Sci 164*: S183-S196.

Power, I.L.; Thorrold, B.S. and Balks, M.R. (2003). "Soil properties and nitrogen availability in silvopastoral plantings of *Acacia melanoxylon* in North Island", *New Zealand Agroforestry Systems* 57: 225-237,

Vitousek, P.M. and Walker, L.R. (1989). "Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii: plant demography, nutrient fixation, ecosystem effects". *Ecol Monogr* 59: 247-265.

Williams, D.G. and Baruch, Z. (2000). "African Grass Invasion in the Americas: Ecosystem Consequences and the Role of Ecophysiology". *Biol Inv 2*: 123-140.

Yelenik; Stock, W.D.; Richardson, D.M. (2007). "Functional group identity does not predict invader impacts: differential effects of nitrogen-fixing exotic plants on ecosystem function". *Biol Inv* 9: 117-125.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

La minadora de los cítricos *Phyllocnistis citrella* es un microlepidóptero detectado por primera vez en España en 1993 que invade cultivos en toda España.

Fuente: García, P.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Elías Dana y Juan Luis Rodríguez-Luengo

10. Gestión del control de especies exóticas invasoras

Según la vigésimo segunda edición del *Diccionario de Lengua Española* de la Real Academia, gestionar significa, en su primera y única acepción, 'hacer diligencias conducentes al logro de un negocio o de un deseo cualquiera'. La concisión de esta definición no permite vislumbrar en un primer vistazo la diversidad de acciones, supuestos y consideraciones que deben tenerse en cuenta a la hora de plantarle cara a una población de especies alóctonas que han adquirido carácter invasor. Los planos que deben tenerse en cuenta tocan de lleno consideraciones técnicas y científicas, procesos y aspectos administrativos, normativos y legislativos, económicos, sociales y políticos. Además, deben tenerse en cuenta dos objetivos que tienen que ser manejados simultáneamente: las especies que ya son invasoras, y las especies para las que, una vez analizados diversos indicios o pruebas de tipo científico, es razonable esperar que lleguen a convertirse en invasoras.

La gestión del control poblacional no se fundamenta exclusivamente en la consideración de las cuestiones puramente científicas, ni siquiera en aquellas más eminentemente técnicas. La repercusión social que pudieran tener las tareas de control, su interferencia con actividades económicas o de recreo, los costes implicados frente a los beneficios obtenidos, las implicaciones legales de

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

los diferentes enfoques de control o los recursos reales disponibles, constituyen solo algunos aspectos que se tienen en cuenta a la hora de plantearse el control de las especies exóticas invasoras.

En este capítulo trataremos de ofrecer una visión de los puntos más importantes que deben tenerse en cuenta a la hora de abordar dicho control, y algunos ejemplos que ilustren el estado en que se encuentra el asunto a nivel nacional. Parte de las observaciones que mostraremos aquí están sintetizadas en la Estrategia Europea sobre Especies Alóctonas, un documento sin valor legal pero que, con carácter orientativo, intenta ofrecer una visión sistemática de las distintas situaciones de gestión, objetivos y enfoques recomendados. Los ejemplos seleccionados se centran en las regiones en las que la Administración Pública está realizando un mayor esfuerzo en términos económicos y humanos. Citamos expresamente la Administración Pública porque, aunque existen casos en los que entidades empresariales y colectivos ciudadanos de diversa índole participan en la gestión (a menudo, por su propia iniciativa y recursos), los trabajos coordinados a escalas amplias se impulsan habitualmente desde ese ámbito.

Las etapas del proceso de gestión

Primera etapa: obtención de recursos, definición de objetivos generales y selección de las entidades participantes

A la hora de abordar el control de las especies exóticas invasoras, la primera cuestión que debe solventarse es la asignación de recursos financieros y humanos suficientes para los objetivos que se marquen, y que en cierto grado dependen de las entidades participantes (figura 10.1). Estos objetivos variarán en función de las características de la región y de las experiencias de control previas, y se podrán ir reajustando a lo largo del tiempo. Los objetivos generales de un programa de gestión están condicionados por la disponibilidad de recursos, y dependen de la amplitud de competencias de las instituciones involucradas que variará, por ejemplo, entre espacios privados, espacios de propiedad pública y enclaves protegidos. Los objetivos específicos, es decir, los referentes a la situación concreta de invasión real o potencial que se intenta controlar, suelen depender de las características ecológicas, ambientales y sociales del lugar donde se intenta realizar el trabajo.

Los recursos financieros y humanos pueden proceder de partidas generales (como las destinadas a trabajos de conservación de la naturaleza), de partidas específicas (procedentes de la financiación de entidades públicas de diverso rango, como los Fondos Europeos, partidas estatales, comunidades autónomas, etc.), de fondos privados o de organizaciones sin ánimo de lucro. Para su gestión, pueden recabar el apoyo científico, técnico, logístico, etc. de la Administración Pública.

Dado el carácter multifactorial del proceso de invasión biológica, la cooperación entre múltiples sectores de la Administración Pública (Urbanismo, Carreteras, Agricultura y Ganadería, Caza y Pesca, Sistemas Portuarios, etc.) resulta, a menudo, esencial tanto para lograr un conjunto de acciones realmente efectivas, como para abarcar la mayor cantidad posible de escenarios de invasión. Con demasiada frecuencia, la deficiente colaboración y comunicación entre los diferentes sectores de la Administración es uno de los motivos de fracaso o del restringido éxito en el control de las especies invasoras, e incluso de muchos programas de conservación en general. Este es, por tanto, uno de los aspectos que deben ser mejorados, aunque el complejo entramado administrativo y jurídico que regula las competencias de dichos sectores dificulta enormemente esta labor.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

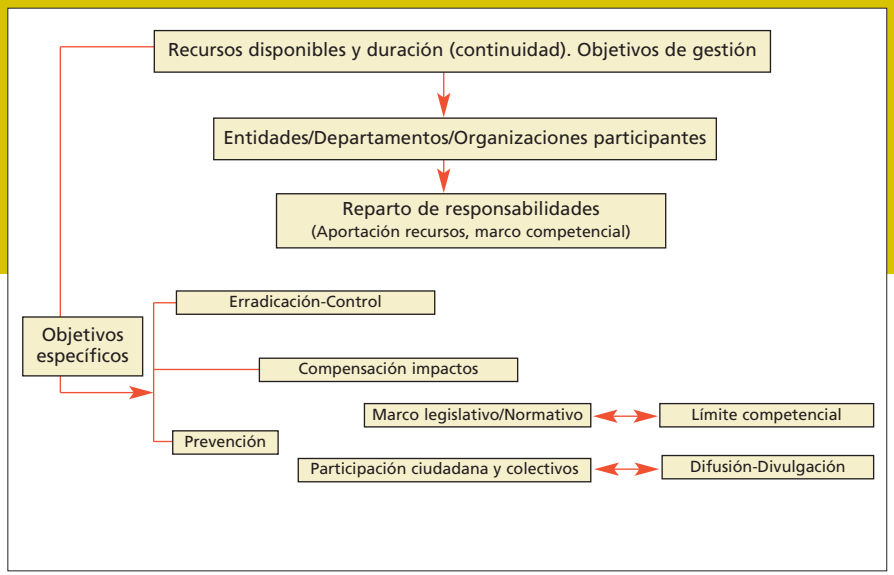


Figura 10.1. Aspectos de importancia que deben tenerse en cuenta en la gestión de poblaciones de especies invasoras.

Fuente: Dana, E.

Segunda etapa: definición de objetivos específicos

Perfilar los objetivos específicos requiere establecer, mediante criterios científico-técnicos, las especies diana, la estrategia de control o erradicación, la identificación de impactos y los trabajos de compensación (si proceden), las campañas de difusión y educación asociadas, etc. Aunque, en algunos países, el control de las especies vegetales no suele exigir la realización de estudios científicos previos, dado que suele existir un conocimiento biológico suficiente para los objetivos de gestión habituales, con frecuencia es necesario realizar comprobaciones y aproximaciones previas utilizando métodos científicos. El caso de la fauna, sobre todo si es fauna invertebrada, suele ser más complejo y requiere la adopción de enfoques multidisciplinares.

Es importante enfatizar que la mejor estrategia de gestión consistiría en la prevención de nuevas entradas, lo que disminuye las posibilidades de establecimiento. Cuantos menos intentos de colonizar un lugar realice una especie, menos posibilidades tendrá de asentarse. Sin embargo, las dificultades para prever qué especies pueden llegar a establecerse en un territorio dado, y cuáles de éstas llegarán a formar poblaciones invasoras, suponen un obstáculo considerable para la puesta en práctica de dichas estrategias de prevención. La preponderancia de los criterios económicos, políticos y sociales a la hora de plantear la restricción o regulación de las actividades comerciales habitualmente responsable de la entrada de especies alóctonas, provoca que los recursos se dediquen mayoritariamente al control de

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Eliminación de *Opuntia subulata* en Huelva.

Fuente: Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía.

poblaciones ya existentes, que a menudo ya generan impactos. Esta dificultad para limitar la entrada de organismos invasores suele conllevar, además, el fracaso de los programas de erradicación o control, ya que no se eliminan las fuentes de inóculos.

En otras ocasiones, es la falta de información técnica sobre cómo evitar la llegada de ciertas especies invasoras la que limita severamente los programas de control. Citemos algunos ejemplos: el famoso caso del mejillón cebra ¿alguien sabe cómo evitar su traspaso junto con el agua de los trasvases?; el mosquito tigre ¿se puede detener el trasiego de neumáticos usados?, ¿de quién es competencia?; o las cotorras asilvestradas en jardines públicos y ambientes agrícolas ¿cómo regular la venta de estos y otros animales sin perjudicar al sector dedicado a la comercialización de animales domésticos?, ¿cómo evitar la entrada de animales cuando son fácilmente disponibles gracias a las compras por vía electrónica?

Por todo ello, los objetivos específicos suelen centrarse en la reducción o eliminación de los efectivos poblacionales de la especie invasora y las fuentes de entrada potenciales en los ecosistemas. En algunos casos, estos programas se complementan con el refuerzo poblacional de especies autóctonas, para acelerar la recuperación del ecosistema. Se trata, básicamente, de invertir las directrices que se emplean para la conservación y recuperación de especies amenazadas. Para evitar la extinción a poblaciones de especies de interés se intenta aumentar el número de individuos, facilitar la reproducción, incrementar el reclutamiento de juveniles y la abundancia de reproductores, disminuir la presión por depredación o parasitismo, evitar el daño directo a los ejemplares, aumentar la cantidad de sitios seguros, disminuir el riesgo

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

de que se produzcan cuellos de botella genéticos, o favorecer la conectividad entre grupos poblacionales distintos. Para controlar y llegar a erradicar localmente especies invasoras queremos, precisamente, evitar que estos procesos tengan lugar y aumentar así las probabilidades de extinción de la población.

La eliminación de especies invasoras suele conseguirse mediante métodos físicos (eliminación manual o mecánica) o, en casos puntuales, empleando métodos químicos de bajo impacto. Por ejemplo, para el control de algunas especies de plantas perennes se emplean herbicidas mediante aplicación dirigida sin deriva. Los ejemplos de control de fauna mediante productos químicos son menos numerosos, aunque destacan las experiencias realizadas en Inglaterra para la eliminación del cangrejo señal (*Pascifastacus leniusculus*) mediante aplicaciones de piretrinas, o la aplicación de rotenona para el control de ciertas especies piscícolas invasoras en España, Suecia y Noruega.
En ocasiones, se han realizado también ensayos de control de flora y fauna empleado fitófagos, predadores o patógenos (por ejemplo el control del helecho de agua *Azolla filiculoides* en humedales de Sudáfrica).

Tercera etapa: ejecución y revisión de resultados. Éxitos y fracasos

Una vez que se comienzan a ejecutar los trabajos, es necesaria una continua reevaluación de los resultados. Es necesario analizar regularmente la efectividad de las tareas, comprobando la importancia de la reducción de la población controlada, y las pautas de cambio de los parámetros poblacionales y los patrones demográficos. En algunas ocasiones, este análisis puede basarse también en el seguimiento de la recuperación del ecosistema o de las poblaciones de especies autóctonas afectadas por la especie invasora, tal como se ha realizado en el control del efecto de los gatos sobre los lagartos gigantes canarios. A menudo, las experiencias, observaciones y sugerencias del personal de campo representan un valioso complemento al conocimiento adquirido mediante métodos estrictamente científicos. Además, el conocimiento profundo de las peculiaridades locales, incluyendo los rasgos sociales, puede ser importantes incluso para establecer hipótesis ecológicas o para reorientarlas.

En la tabla 10.1 se muestran algunos ejemplos llamativos de éxitos y fracasos en la gestión de poblaciones de especies invasoras referidos a España. Siendo estrictos, el mero hecho de tener que gestionar poblaciones de especies invasoras indica que ya se ha fracasado en el primer objetivo: la prevención de su llegada y establecimiento. Sin embargo, suele ser más útil considerar la incapacidad para alcanzar los objetivos específicos marcados (por ejemplo, erradicar una población determinada en el plazo fijado) como una oportunidad para reevaluar dichos objetivos, redefiniéndolos de forma más realista o modificando la estrategia escogida para cumplirlos.

Un ejemplo de esta relatividad lo constituye el control del cangrejo señal en la provincia de Granada. Tras dos años de control, el número de capturas totales y la presencia de adultos reproductores han disminuido. Sin embargo las abundancias relativas de las distintas clases de edad se mantienen, lo que indica que el control está teniendo un impacto limitado sobre la población. La causa es el difícil acceso del personal encargado del programa de control a ciertas zonas del río. Aunque este problema ha impedido reducir la población de forma eficiente, también existen tramos del río en los que ésta está prácticamente ausente, lo que reduce la probabilidad de exportación incontrolada de individuos por parte de aficionados a la pesca.

En algunos casos, es posible hablar de éxito de forma más contundente. La malvasía canela (*Oxyura jamaicensis*),

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

FAUNA		
ÉXITOS		
	Especie invasora	**Provincia**
La especie ha sido eliminada	*Cyprinus carpio*	**Almería:** Sierra de Filabres; **Cádiz:** Laguna de Medina; **Córdoba:** Laguna de Zóñar; Granada: Lagunas de El Padul; **Sevilla:** Laguna del Taraje
	Oxyura jamaicensis	Programa Nacional
	Salvelinus fontinalis	**Madrid:** Laguna de Peñalara
La especie ha sido/está siendo controlada temporalmente	*Felis catus*	**Islas Canarias:** El Hierro, La Gomera, Tenerife
	Pascifastacus leniusculus	**Granada**
	Pycnonotus jocosus	**Tenerife**
	Rattus rattus	**Islas Cíes**
	Rhinchophorus ferriguneus	**Gran Canaria**, **Fuerteventura**
	Trachemys scripta elegans	**Huelva:** Laguna de El Portil, Doñana; **Sevilla:** Las Doblas, **Comunidad Valenciana:** (diferentes humedales); **Bizkaia:** Humedal de Bolue
	Eriocheir chinensis	**Sevilla:** Dársena del Puerto de Sevilla
FRACASOS: SIN RESULTADOS POSITIVOS A MEDIO PLAZO		
	Especie invasora	**Provincia**
	Ammotragus lervia	**La Palma**
	Dreissena polymorpha	**Tarragona:** Embalse de Ribarroja
	Mustela visón	Programa Nacional: **Álava, Burgos**, **La Rioja**, **Soria**, **Palencia**, **Segovia**, **Cataluña**, **Teruel**, **Castellón** y **Lugo**
	Myiopsitta monachus	**Gran Canaria:** Charca Maspalomas; **Barcelona**
	Rhinchophorus ferriguneus	**Cádiz**, **Málaga**, **Granada**, **Almería**, **Cartagena**, **Alicante**, **Valencia**, **islas Baleares**
	Procambarus clarkii	**Tenerife**, **Gran Canaria**
FLORA		
ÉXITOS		
	Especie invasora	**Provincia**
La especie ha sido eliminada	*Acacia spp.*	**Murcia:** Isla Grosa
	Agave americana	**Alicante**; Dunas de Guardamar; **Almería:** Punta Entinas; **Murcia:** Isla Grosa
	Aloe spp.	**Alicante**
	Aptenia cordifolia	**Alicante**
	Carpobrotus spp.	**Alicante:** Santa Pola y Dunas de Guardamar; **Almería:** Punta Entinas Sabinar; **Cádiz:** Punta Tarifa-Los Lances; **Huelva:** Doñana; **Murcia:** Isla Grosa, **Cataluña**, **islas Baleares:** Cabrera, Mallorca, Menorca; **Málaga:** Artola, **Litoral Asturiano**, **Castellón**, **Valencia**
	Cortaderia selloana	**Cantabria**, **Litoral asturiano**

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

FLORA (cont.)		
ÉXITOS		
	Especie invasora	**Provincia**
La especie ha sido eliminada (cont.)	*Eucalyptus spp.*	**Castellón; Ciudad Real- Toledo:** Parque Nacional de Cabañeros, Huelva: Parque Nacional de Doñana; **Mallorca:** Parque Natural de Sa Dragonera; **La Gomera**: Parque Nacional de Garajonay, **Sevilla:** Rio Guadiamar
	Gomphocarpus fruticosus	**Huelva:** Doñana
	Ipomoea stolonifera	**Huelva:** Doñana
	Ludwigia grandiflora	**Valencia:** PN l'Albufera
	Oenothera drummondii	**Huelva:** Doñana
	Opuntia tunicata	**Valencia:** Lavador d'Ibi
	Opuntia dillenii	**Huelva:** Islantilla
	Pistia stratiotes	**Cádiz:** Entorno Marismas Guadalquivir
La especie ha sido/está siendo controlada temporalmente	*Acacia spp.*	**Huelva:** Entorno Doñana
	Eichhornia crassipes	**Badajoz:** Río Guadiana
	Tradescantia fluminensis	**Cádiz:** Tarifa-Algeciras
	Opuntia maxima	**Valencia:** Sierra Calderona
	Senecio mikanioides	**Litoral asturiano**
	Tropeolum majus	**Litoral asturiano**
FRACASOS: SIN RESULTADOS POSITIVOS A MEDIO PLAZO		
	Especie invasora	**Provincia**
	Ageratina adenophora	**La Palma:** La Caldera de Taburiente
	Arctotheca calendula	**Valencia:** Albufera de Valencia
	Arundo donax	**Gerona**
	Fallopia aubertii	**Gerona:** Parque Natural de la Zona Volcánica de la Garrotxa
	Oxalis pes-caprae	**Mallorca:** Parque Nacional de Cabrera
	Parthenocissus quinquefolia	**Gerona**
	Phoenix dactylifera	**La Palma, Tenerife**
	Pennisetum setaceum	**Fuerteventura, La Gomera, La Palma, Tenerife**
	Ailanthus altissima	**Córdoba:** Sierra de Hornachuelos, **Barcelona:** Parque Natural de Sant Llorenç del Munt i l'Obac
	Arundo donax	**Barcelona:** Serralada de Marina, Serralada Litoral y Montnegre Corredor
	Azolla filiculoides	**Huelva:** Doñana; **Sevilla:** Ribera del Cala
	Rumex lunaria	**Lanzarote:** Parque Nacional de Timanfaya

Tabla 10.1. Ejemplos de éxitos y fracasos en trabajos de control y erradicación de especies exóticas invasoras en España

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Eliminación de carpas de balsas en Almería.

Fuente: Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

por ejemplo, apareció por primera vez en España en 1983, tras lo que aumentó rápidamente y dio lugar a la aparición de híbridos con la especie nativa, la malvasía cabeciblanca. Dicha hibridación representaba un riesgo inminente de pérdida de poblaciones de la especie autóctona puesto que los machos de la especie jamaicana son más agresivos que los de la especie nativa y compiten de forma exitosa por las hembras. En 2001, se estableció en España un dispositivo, aún activo, de seguimiento de esta especie y de sus híbridos. Este dispositivo consolida una red de avisos entre las diferentes administraciones que se encargan de la gestión de los ecosistemas acuáticos, así como entre foros ornitológicos y naturalistas del país. La detección de individuos de malvasía canela o de híbridos en la Península Ibérica por esta red de control va seguida de su eliminación por las autoridades competentes, en el menor tiempo posible. Tras seis años de aplicación de este programa, han desaparecido las citas de malvasías híbridas en la Península Ibérica. Es un caso claro de éxito que reside, fundamentalmente, en la capacidad que en su momento mostraron los diversos sectores implicados para coordinar esfuerzos y cooperar.

En el caso del salvelino (*Salvelinus fontinalis*), se han llevado a cabo trabajos de control en la Laguna Grande de Peñalara durante los años 1999-2004. Tras dos años de pesca activa con redes de agalla, se capturaron un total de 318 individuos, y su desaparición total se confirmó tras otros dos años de trabajo con pesca pasiva. Desde su desaparición, se ha incrementado la riqueza taxonómica de la comunidad de macroinvertebrados, de 9-13 familias a 23 familias. Han vuelto a la laguna 4 especies de anfibios desaparecidos desde su introducción: la salamandra común, la rana común, el tritón jaspeado (*Triturus marmoratus*) y el sapo partero (*Alytes obstetricans*). El éxito, en este caso, se debió a lo localizado y aislado de la población invasora, y al mantenimiento de los trabajos durante un período de tiempo suficientemente amplio.

El control del picudo rojo muestra también cómo una adecuada coordinación entre Administraciones y otros sectores implicados propicia éxitos muy notables, incluso con las plagas difíciles por su biología y para las que existen pocas técnicas de control eficaces. En este caso la coordinación entre la Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, y la Consejería de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación de las islas Canarias ha sido real y efectiva. Mientras que la Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial se encargó de la parte vinculada al medio natural, la Consejería de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación se responsabilizó de la gestión del medio urbano. Además, debe señalarse que a pesar del fraccionamiento existente en las competencias de los Cabildos Insulares y los Ayuntamientos afectados, se ha trabajado con unos objetivos definidos y un mando claro. De este modo, la gestión de los focos de infección ha mejorado muchísimo: en algunos focos se ha pasado del corte de unas 10-15 palmeras por semana a 1-2 palmeras por semana, y se ha producido una disminución en la captura de ejemplares de picudo en las trampas de control de 10-15 capturas semanales a 1-2. La situación de esta plaga en la Península es bastante diferente, a pesar de los esfuerzos realizados por Consejerías de Agricultura de varias comunidades autónomas.

La gestión del arruí, ilustra perfectamente la situación de indefinición que provoca tanto la insuficiente coordinación y acuerdo sostenido entre sectores, como la presión que se permite ejercer a algunos de ellos, en este caso las instituciones y actores relacionados con el mundo de la caza. Desde la óptica de la Conservación, es difícil justificar la ausencia de programas de control o erradicación sobre una

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

especie invasora que causa daños demostrados en los ecosistemas que ocupa.

En Andalucía y en otras zonas costeras de la Península Ibérica, como las islas Baleares o la Comunidad Valenciana, se ha trabajado con profusión en la erradicación de numerosas especies vegetales, a menudo en ecosistemas y localidades de alto valor de conservación. Algunos ejemplos son la uña de gato (*Carpobrotus* spp.), las especies terrestres *Tradescantia fluminensis*, *Opuntia dillenii* y *Cortaderia selloana*, o algunas plantas acuáticas como *Ludwigia grandiflora* (Comunidad Valenciana) o *Pistia stratiotes* (Andalucía). En estos y otros casos, las actuaciones de erradicación han sido exitosas cuando se han respetado dos normas básicas: mantener el control sobre las zonas invadidas durante varios años dependiendo de la antigüedad de los rodales y, por tanto, de la abundancia de semillas en el suelo, y restringir al mínimo posible las entradas de propágulos en los ecosistemas en los que se trabajado —por ejemplo, mediante campañas de información que desincentiven el empleo de especies consideradas de riesgo en los enclaves afectados.

En otras ocasiones, las actuaciones de control han tenido poco éxito. Esto ocurre generalmente entre las especies acuáticas: enfrentarse, por ejemplo, a la erradicación de *Azolla* suele ser sinónimo de fracaso si la población está asentada en un humedal natural. Igualmente decepcionantes son los fracasos en los intentos de erradicación y control del mosquito tigre, del mejillón cebra, del cangrejo rojo en ríos y marismas, o del cangrejo chino. Estas situaciones suelen darse en especies para las que no es posible controlar sus vectores de dispersión (tráfico de materiales, como los neumáticos usados, traslocaciones incontroladas por parte de la gente, etc.) y suelen estar asociadas a sistemas muy interconectados, como los riparios y los humedales abiertos, o a actividades económicas difíciles de restringir.

Por la cantidad invertida y su repercusión mediática merece una mención especial el caso de invasión del jacinto de agua (*Eicchornia crassipes*) en el río Guadiana. En su control se han invertido ya más de seis millones de euros, y está prevista la liberación de otros ocho para continuar los trabajos. Aunque aún es pronto para evaluar el éxito definitivo de la actuación, estas cifras dedicadas exclusivamente a la gestión de una especie ilustran: (1) la importancia de la detección y respuesta temprana, que hubiera ahorrado una enorme cantidad de dinero a los ciudadanos; (2) la necesidad de toma de conciencia por la ciudadanía, respecto a su responsabilidad en evitar estos problemas medioambientales; (3) la dificultad que implica la erradicación de especies acuáticas, incluso en especies en las que teóricamente la retirada es perfectamente factible por medios físicos. El ejemplo opuesto lo proporciona la lechuga de agua (*Pistia stratiotes*) en Sanlúcar de Barrameda (Cádiz). En pocos meses desde el primer aviso que en agosto de 2004 dieron los Agentes de Medio Ambiente, la población duplicó su abundancia. Aún así, y aunque en Andalucía no se contaba con experiencia previa en la gestión de este tipo de especie, la zona invadida se dividió en compartimentos con redes y estructuras flotantes, se contrató a pescadores profesionales de la zona, y de modo totalmente manual se extrajo esta especie mediante redes y sacaderas. Así se consiguió erradicar una población de casi tres kilómetros de longitud a lo largo de un curso de agua, con un coste aproximado de 30.000 euros.

Conclusiones

De acuerdo con lo expuesto en este capítulo y con lo que se expresa en la Estrategia Europea sobre Especies Alóctonas las razones más frecuentes para explicar el fracaso de algunas actuaciones de gestión son:

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

- Reducida conciencia ciudadana y subsiguiente oposición a la intervención por la Administración.
- Escasez y reducida accesibilidad de información científica (especialmente la aplicada a casos locales de gestión).
- Ausencia de prioridades claras y consensuadas.
- Facilidad para la introducción y el movimiento, inspecciones y cuarentenas inadecuadas.
- Reducida coordinación entre los diversos sectores de la Administración, del sector privado y de colectivos ciudadanos.
- Inadecuada, insuficiente o discontinua capacidad de seguimiento.
- Ausencia de respuestas de emergencia efectivas.

Referencias

Andreu, J.; Vilà, M. (en prensa). *Análisis de la gestión de las plantas exóticas en los espacios naturales españoles. Ecosistemas.*

Capdevila-Argüelles, L.; García, A.I.; Orueta, J.F. et al (2006). *Especies exóticas invasoras: diagnóstico y bases para la prevención y el manejo.* Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.

Council of Europe (2002). *Proceedings of the workshop on invasive alien species on European islands and evolutionary isolated ecosystems, Horta, Azores, Portugal.* Strasbourg, France, Council of Europe (available at http://www.coe.int).

Dana, E.D.; Sanz-Elorza, M.; Vivas, S. et al (2005). *Especies vegetales invasoras en Andalucía.* Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía.

Genovesi, P.; Shine, C. (2004). *European Strategy on Invasive Alien Species.* Council of Europe, Strasbourg.

Granados, I.; Toro, M.; Rubio-Romero, A. (2006). *Laguna Grande de Peñalara, 10 años de seguimiento limnológico.* Dirección General del Medio Natural, Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio, Comunidad de Madrid.

Sanz Elorza, M.; Dana Sánchez, E.D.; Sobrino Vespertinas, E. (2004). *Atlas de las Plantas Alóctonas Invasoras en España.* Dirección General para la Biodiversidad, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Las cotorras que anidan en parques urbanos son muy ruidosas.

Fuente: Sol, D.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Casos
DE ESTUDIO

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

José Luis Alcaide

Caso 1. Tratamiento informativo de las invasiones biológicas

A nadie escapa que los medios de comunicación cambian sus contenidos de manera sensible durante los meses de verano. En una época tradicionalmente dedicada al descanso vacacional, la actividad política hace un paréntesis que recuerda al escolar. Los periódicos siguen informando, aunque lo hacen abordando temáticas diferentes.

En verano, donde la 'sequía informativa' es patente, es cuando cobran fuerza los temas de calado social, los sucesos y hasta el periodismo ambiental. En verano de 2007, las noticias de temática ambiental han estado muy presentes con asuntos tan pintorescos como la mal calificada invasión de medusas, puesto que no se trata de la invasión de una especie exótica sino de una explosión poblacional de especies autóctonas, los avistamientos de tiburones o la —todavía— desconocida enfermedad que está provocando numerosas muertes de delfines en el litoral mediterráneo.

A continuación se detallan las noticias que han recogido los diarios españoles en los meses de julio y agosto de 2007 sobre las invasiones biológicas. Para este análisis se han tenido en cuenta 160 periódicos españoles, de los cuales se ha llevado a cabo un seguimiento diario para seleccionar aquellas inserciones en prensa de interés para este artículo. Los contenidos relacionados con las especies exóticas invasoras en estos dos meses suman un total de

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Los galápagos de Florida han sido introducidos a partir de ejemplares liberados deliberadamente que han invadido charcas naturales.

Fuente: Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía.

125 apariciones en prensa. En ambos meses se contabilizan 63 registros.

El mejillón cebra ha sido el asunto más tratado, especialmente por los periódicos de las zonas afectadas o de estudio. Con 48 registros (13 en julio y 35 en agosto) se sitúa en cabeza por delante de las informaciones con contenidos generales sobre las invasiones biológicas (31; 20 en julio y 11 en agosto), y muy por detrás quedan las 11 (10 en julio y 1 en agosto) que tienen como protagonista a la cotorra argentina (*Myiopsitta monachus*), al mosquito tigre (6, todas en julio) o al galápago de Florida (*Trachemys scripta elegans*).

El Diario Vasco, es el periódico que más recortes (un total de 33) ha acumulado sobre invasiones biológicas durante este período, seguido muy por detrás por *El Correo español* y *El Periódico de Aragón* (cada uno con 5). Llama la atención que tan sólo seis diarios repitieron informaciones sobre especies exóticas invasoras en julio y agosto, mientras que el resto sólo ha tocado este tema en uno de los dos meses analizados.

Un último análisis cuantitativo nos muestra que casi la mitad de los periódicos analizados, concretamente el 41,25) de los 160, se ha hecho eco entre sus páginas de alguna noticia relacionada con las invasiones biológicas.

En otro plano cabe introducir otros elementos para el debate relacionados

TEMÁTICA/INVASIÓN BIOLÓGICA	JULIO 2007	AGOSTO 2007	TOTAL
Mejillón cebra *(Dreissena polymorpha)*	13	35	48
General	21	11	32
Cotorra argentina *(Myiopsitta monachus)*	10	1	11
Mosquito tigre *(Aedes albopictus)*	6	0	6
Galápago de Florida *(Trachemys scripta elegans)*	3	3	6
Mosca negra (**)	3	2	5
Uña de león *(Carpobrotus edulis)*	1	4	5
Picudo rojo *(Rhynchophorus ferrugineus)*	3	0	3
Amor de hombre *(Tradescantia fluminensis)*	0	3	3
Cangrejo americano *(Procambarus clarkii)*	1	1	2
Caulerpa racemosa	0	1	1
Crocosmia (**)	0	1	1
Rabo de gato *(Pennisetum setaceum)*	1	0	1
TOTAL GENERAL REGISTROS	**125**		

Tabla 1. Número de registros, según la especie que protagoniza la invasión aparecidos en la prensa española entre julio y agosto de 2007.

(**) Mosca negra. En realidad se trata de un grupo de especies (Simulidae) cuyas larvas habitan en ríos y, hasta la fecha, la invasión aludida en el periódico se ha producido por especies autóctonas.
(**) Crocosmia. No se indica la especie; una de las cultivadas más comunes (que suele ser la que se asilvestra) es Crocosmia crocosmiiflora.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Tabla 2. Número de registros por periódico y meses sobre las invasiones aparecidas en la prensa española entre julio y agosto de 2007.

(*) Los diarios señalados son los únicos que publicaron noticias sobre invasiones biológicas en julio y agosto.

DIARIO	JULIO 2007	AGOSTO 2007	TOTAL
El Diario Vasco	0	11	11
El Correo Español	0	5	5
El Periódico de Aragón (*)	4	1	5
El Mundo País Vasco	0	4	4
El Heraldo de Aragón	0	4	4
La Vanguardia Vivir	4	0	4
Deia	0	3	3
El País Catalunya	3	0	3
Diario de Las Palmas	3	0	3
La Razón (*)	1	2	3
Ideal Jaén (*)	2	1	3
Canarias 7	2	0	2
Hoy Diario de Extremadura (*)	1	1	2
Diari de Tarragona	2	0	2
Diario de Burgos	2	0	2
El Correo de Andalucía (*)	1	1	2
Europa Sur	0	2	2
Gara	0	2	2
El Mundo Andalucía	2	0	2
La Vanguardia	2	0	2
Sur (*)	1	1	2
ABC	0	1	0
ABC Catalunya	1	0	1
ABC Natural	1	0	1
ABC Valencia	1	0	1
ADN	1	0	1
Alerta	1	0	1
Avui	0	1	1
Atlántico	1	0	1
Diari de Terrasa	0	1	1
Diario de Cádiz	0	1	1
Diari del Baix Penedés	1	0	1
Diario de Navarra	0	1	1
Diario de Noticias	0	1	1
Diario de Sevilla	0	1	1

con la atención que despiertan los distintos tipos de especies. A raíz de los datos analizados, no parece que la atención a las mismas esté siempre correlacionada con su impacto real en los ecosistemas, ni con la inversión realizada en las Comunidades Autónomas.

Sí se observa, no siendo sorprendente, que los periódicos muestran interés en esta temática cuando se dan los elementos de 'proximidad' y de 'actualidad' (no necesariamente en este orden). El ejemplo más característico lo encontramos en los diarios de Euskadi y Catalunya, donde aparecen muchas inserciones relacionadas con el mejillón cebra y la cotorra argentina. En el primer caso se hacen eco de los muestreos y la posible invasión en el territorio vasco, mientras que en el segundo es esta especie de ave invasora la que protagoniza las noticias al coincidir con el anuncio de la Generalitat de permitir su caza.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

DIARIO	JULIO 2007	AGOSTO 2007	TOTAL
Diario Palentino	1	0	1
Diario de Teruel	1	0	1
Diario de León	1	0	1
Diario Montañés	1	0	1
El Día de Cuenca	1	0	1
El Mundo Andalucía	1	0	1
El Mundo Alicante	0	1	1
El Mundo Valladolid	0	1	1
El País	0	1	1
El País Comunidad Valenciana	0	1	1
El Periódico de Catalunya	0	1	1
El FARO DE VIGO	1	0	1
Gara	1	0	1
Ideal Almería	1	0	1
Información	0	1	1
Huelva Información	0	1	1
La Mañana Diari de Ponent	1	0	1
La Tribuna de Albacete	1	0	1
La Verdad de Murcia	1	0	1
Metro Directo Madrid	1	0	1
Levante el Mercantil Valenciano	0	1	1
El Mundo Magazine	0	1	1
La Voz de Almería	1	0	1
La Voz de Galicia	1	0	1
Las Provincias	1	0	1
Segre	1	0	1
La Tribuna de Salamanca	1	0	1
20 Minutos Madrid	1	0	1
TOTAL GENERAL REGISTROS			**126**

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Carmen Díaz-Paniagua, Natividad Pérez
y Judith Hidalgo

Caso 2. La precisión taxonómica en la identificación de organismos invasores

El caso de *Trachemys scripta elegans* y otros galápagos exóticos

La venta de mascotas es la principal vía de introducción de galápagos exóticos. Entre ellos, *Trachemys scripta* se considera actualmente una de las 100 especies más invasoras del mundo, aunque en particular sólo la subespecie *Trachemys scripta elegans* se ha extendido a países de los cinco continentes (52 millones de crías entre 1989 y 1997). El bajo precio de las crías las convierte en mascotas muy populares que suelen adquirirse para satisfacer los caprichos de niños de corta edad y, con frecuencia, son liberadas posteriormente en estanques urbanos o naturales.

El comercio de galápagos-mascota es un negocio muy lucrativo basado en empresas que se dedican exclusivamente a criar tortugas. La prohibición de venta de crías en Estados Unidos en 1975 debido a que se reconoció que eran portadoras de salmonela, les obligó a dirigir su negocio a la exportación en todo el mundo ocasionando la invasión de esta especie en muchas regiones.

En 1997, la Unión Europea, reconociendo el impacto ecológico que la liberación de estas mascotas produce en los ecosistemas naturales, prohibió la importación de esta especie. Esta

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

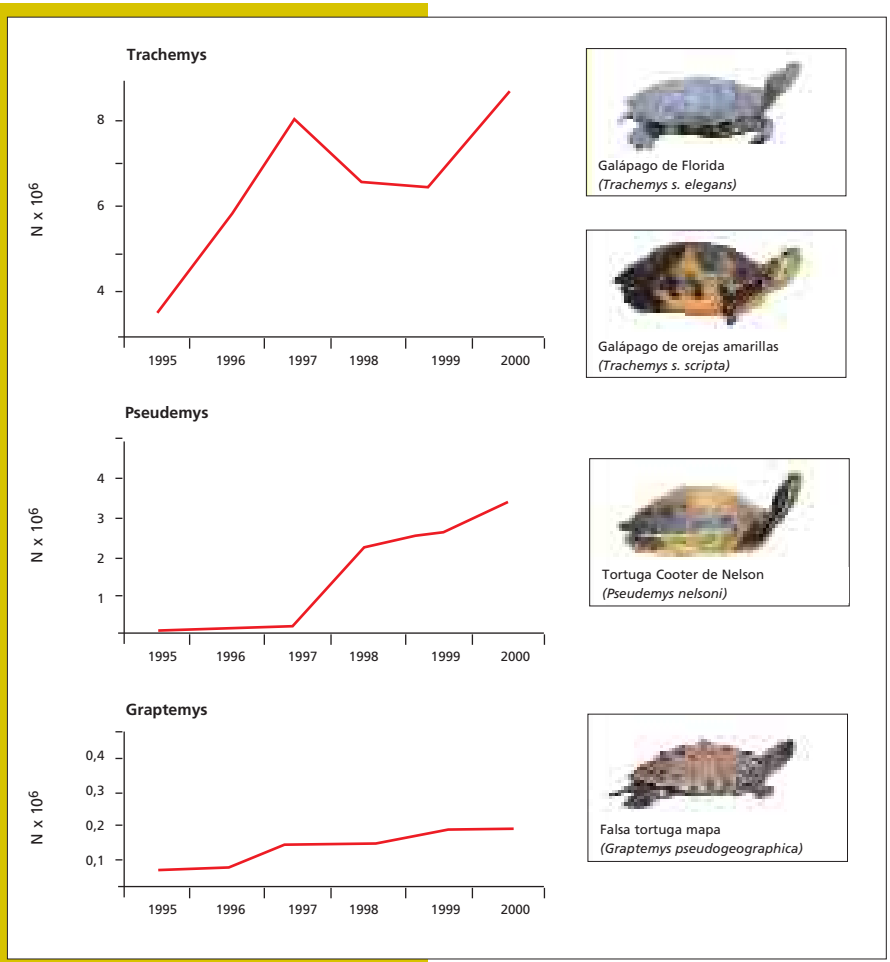


Figura 1. Número de galápagos de los géneros *Trachemys, Pseudemys* y *Graptemys* exportados por Estados Unidos a otros países del mundo entre 1995 y 2000.

Fuente: Elaborado a partir de Reed y Gibbons 2003 para los datos de 1997-2000 y a partir de Telecky 2001 para los datos de 1995-1996.

medida podría haber resultado de gran efectividad, pues desde entonces son muy escasos los ejemplares de esta subespecie que se observan en tiendas de mascotas. Sin embargo, la importación de galápagos exóticos no sólo no se ha reducido, sino que debido a la precisión taxonómica empleada en la prohibición, se ha producido un incremento de ventas de otras especies y subespecies de galápagos potencialmente invasores. A finales de los años 90 se apreció un descenso en el elevado número de crías del género *Trachemys* exportadas por los Estados Unidos, pero paralelamente se dió un notable incremento en las exportaciones de los galápagos de otros géneros, como *Graptemys* y *Pseudemys*.

En especies invasoras cuya vía de entrada está asociada con el comercio, la prohibición de importación es una de las primeras medidas a regular, pero en este caso, la precisión a nivel subespecífico ha contribuido a incrementar el problema, ampliando el número de especies potencialmente invasoras que se introducen, e incluso permitiendo que se siga importando a otras subespecies de la misma especie que la prohibida. Aunque se le reconoce como una de las especies más invasoras del mundo, *Trachemys scripta* sigue siendo actualmente una de las mascotas más frecuentes en nuestras tiendas, aunque ya no encontramos a la subespecie *elegans*, sino *T. s. scripta*,

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

o *T. s. troosti*. Igualmente, se comercializan también masivamente otras especies del género *Trachemys* o de otros géneros, principalmente *Graptemys* y *Pseudemys*. Por ello, reconociendo que la importación de millones de estas mascotas acaba produciendo la liberación de un elevado número de ellas, para reducir la invasión de galápagos se requiere una regulación menos precisa, similar a la actualmente vigente en Estados Unidos, donde sencillamente se prohíbe la venta de crías de galápagos inferiores a 10 cm de cualquier especie.

Por otra parte, a la hora de abordar programas de detección precoz, control y erradicación de especies exóticas, resulta de gran utilidad toda la información disponible sobre sus requerimientos ecológicos, dinámica poblacional y características reproductivas. Existe un amplio número de estudios sobre *Trachemys scripta* en su área natural. Sin embargo, la posición taxonómica de esta especie ha sido debatida ampliamente en las últimas décadas y gran parte de la información accesible sobre su biología general se refiere a 16 subespecies que se encuentran desde Norteamérica a Suramérica, incluyendo áreas tropicales y templadas, por lo que tanto su descripción morfológica como su biología resultan ambiguas. Actualmente, sólo la subespecie *Trachemys s. elegans* se puede considerar invasora en Europa y en España, donde ya se detectan poblaciones establecidas que se mantienen exclusivamente de la reproducción de ejemplares en el medio natural. En este caso, el uso de información específica, en lugar de subespecífica, dificulta la identificación de estos galápagos exóticos, ya que de las tres subespecies de *Trachemys scripta* que se consideran actualmente, ni la subespecie nominal, *T.s. scripta*, ni *T. s. troosti*, poseen las características franjas rojas que inequívocamente se utilizan para identificar a los ejemplares de la subespecie *elegans*.

En conclusión, un exceso en la precisión taxonómica de las prohibiciones ha abierto las puertas de entrada a importaciones masivas de otros galápagos exóticos. Por el contrario, la optimización de las tareas de detección y erradicación requieren una información biológica precisa, a nivel subespecífico, que caracterice y discrimine a la subespecie invasora.

Referencias

Pérez-Santigosa, N.; Díaz-Paniagua, C.; Hidalgo-Vila, J., et al (2006). "Características de dos poblaciones reproductoras del galápago de Florida, Trachemys scripta elegans, en el suroeste de España". *Rev Esp Herp 20*: 5-16.

Reed, R.N.; Gibbons, J.W. (2003). *Conservation status of live United States nonmarine turtles in domestic and international trade.* Report to: Division of Scientific Authority; United States Fish and Wildlife Service.

Telecky, T.M. (2001). "United States import and export of live turtles and tortoises". *Turtle and Tortoise News* 4: 8-13.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

La tortuga de Florida puede ser portadora de *Salmonella*.

Fuente: Fuente: Díaz-Paniagua, C.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Beatriz Rodríguez-Labajos, Rosa Binimelis,
Joan Martínez-Alier y Antoni Munnè

Caso 3. Reciente pero rápida invasión del mejillón cebra en los ríos españoles

El mejillón cebra (*Dreissena polymorpha*) es un molusco bivalvo originario de los estuarios de los mares Caspio y Negro. Es un colonizador muy eficaz. A ello contribuyen su elevada fecundidad, la facilidad con las que sus larvas planctónicas son transportadas por el agua y la capacidad de los adultos de sobrevivir fuera del agua durante algunos días. Esta especie es un potente filtrador que aumenta la transparencia del agua, e incluso modifica la concentración de nutrientes. Se establece formando colonias densas, fijadas a prácticamente cualquier superficie. Así, altera los sustratos y colapsa las infraestructuras, originando impactos ecológicos y socioeconómicos en los diversos países de Europa y Norteamérica donde se ha introducido. Por todo ello, el mejillón cebra está considerado por el Programa Global de Especies Invasoras (GISP) como una de las 100 más peligrosas.

En la Península Ibérica existen referencias de la aparición fortuita de individuos de mejillón cebra en el Duero en Portugal (finales del siglo XIX) y en el Llobregat (hasta 1982). Sin embargo, su presencia en las cuencas ibéricas no se considera una invasión hasta que en 2001 se detectan individuos adultos en el meandro de Flix, en el bajo Ebro. Una primera evaluación demostró que la afectación se extendía río abajo desde el embalse de Riba-roja hasta el paso del Ebro por Bítem.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

El mejillón cebra *(Dreissena polymorpha)* es una de las 100 especies más invasoras del mundo que hace pocas décadas ha invadido España. Este bibaldo es diminuto. En la foto una cuerda repleta de mejillón cebra.

Fuente: Minchin, D.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

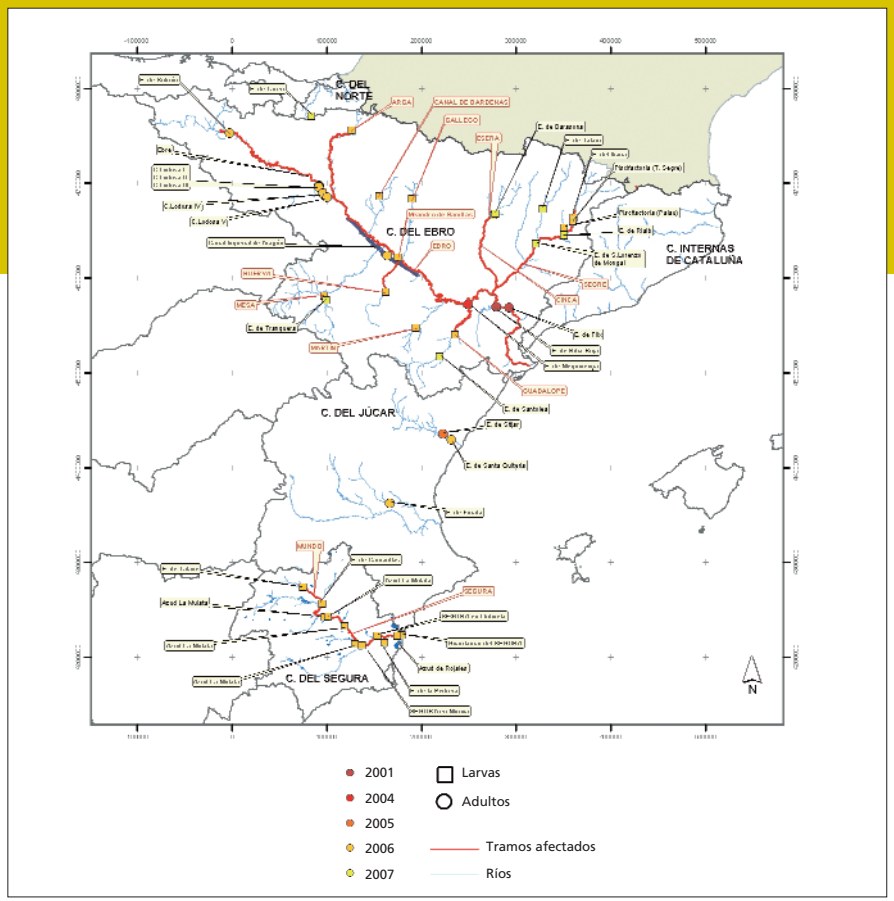


Figura 1. Focos de invasión del mejillón cebra en las cuencas ibéricas a partir de información de la Agencia Catalana del Agua y las Confederaciones Hidrográficas del Ebro, del Júcar, del Norte y del Segura.

Fuente: Editado por Carlos Cardona, Agencia Catalana del Agua.

La causa más probable de introducción del mejillón cebra en el Ebro fueron las prácticas asociadas a la pesca recreativa de especies exóticas, como el siluro (*Silurus glanis*), la lucioperca (*Sander lucioperca*) o la perca americana o *black bass* (*Micropterus salmoides*). El uso de cebo vivo, o la introducción de peces exóticos para pesca, como el alburno (*Alburnus alburnus*), habrían contribuido al transporte de larvas en las cubas de repoblación. Se supone que la introducción inicial debió producirse por esta vía hacia la mitad de los años noventa. El movimiento de embarcaciones y equipos, así como las translocaciones de peces vivos, serían los factores de dispersión posterior.

Al margen de los ámbitos científicos y ambientalistas, la noticia de la invasión no causó mayor alarma hasta 2002, cuando se confirma la afectación masiva de diversas infraestructuras de generación de energía eléctrica (rejas de la presa de Riba-roja y tanques de refrigeración de la Central Nuclear de Ascó), y de abastecimiento de agua potable y de riego en localidades del bajo Ebro.

Las medidas iniciales de la Confederación Hidrográfica del Ebro (CHE) se centraron en la restricción al movimiento de embarcaciones y su lavado obligatorio. No obstante, el embalse de Mequinenza, inicialmente considerado como zona de riesgo, fue

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

rápidamente colonizado. Aunque existen indicios de ello desde 2003, la afectación de Mequinenza quedó claramente demostrada durante el verano de 2005, cuando el reducido nivel del agua expuso una elevada densidad de individuos adultos.

A partir de septiembre de 2005, se da a conocer la presencia de la especie en la cuenca del Júcar, concretamente en el embalse de Sitjar, donde se hallan tanto individuos adultos como larvas. Posteriormente, se han encontrado ejemplares adultos de mejillón cebra en los embalses de Santa Quiteria (agosto de 2006) y de Forata (septiembre de 2006), también en la Cuenca del Júcar.

La severidad de invasión se hace manifiesta en septiembre de 2006. Un monitoreo larvario encargado por la Confederación Hidrográfica del Ebro revela diferentes puntos afectados del ramal principal del Ebro, incluido el meandro de Ranillas, en el paso del río por Zaragoza. La inspección visual descubrió ejemplares adultos en el embalse de Sobrón (Burgos), el salto hidroeléctrico de Puentelarrá (Álava) y el Canal de Lodosa (La Rioja). En octubre de ese año se confirma la afectación por larvas de los principales afluentes del Ebro, incluyendo diferentes tramos, embalses y piscifactorías de la cuenca del Segre. Por último, en noviembre se encuentran ejemplares adultos en el Canal Imperial de Aragón, donde existe una población de náyades (*Margaritifera auricularia*), un bivalvo de agua dulce autóctono en clara regresión.

La alarma despertada promovió el monitoreo de la presencia de la especie en otras cuencas de la península. Así, la Confederación Hidrográfica del Segura ha encontrado larvas en todo el curso del río Mundo desde el acueducto Tajo-Segura —que vía el embalse de Alarcón, en la cabecera del Júcar, conecta con el embalse de Talave (Murcia)— hasta su confluencia con el Segura y desde allí hasta la desembocadura.

Hasta el momento, no se ha confirmado la presencia de la especie en la cuenca del Tajo. Sin embargo, los datos más recientes apuntan posibles afectaciones de nuevos embalses en la cuenca del Segre y la cuenca del Norte (río Agauntza), donde se ha descartado la invasión tras hallar niveles reducidos de presencia de larvas.

La erradicación del mejillón cebra una vez establecido no es fácil. Las medidas de control más eficaces (químicas y térmicas) no son recomendables en sistemas naturales. En consecuencia, la atención preventiva a las vías de entrada, como transvases o movimientos de embarcaciones, sigue siendo la principal opción impulsada por la recientemente aprobada Estrategia Nacional para el Control del Mejillón Cebra.

Referencias

Agencia Catalana del Agua (2007). *El mejillón cebra,* en http://mediambient.gencat.net/aca/ (Sección 'Especies invasoras' en 'El agua y el medio').

Confederación Hidrográfica del Ebro (2007). Información sobre el mejillón cebra, en http://www.chebro.es/

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Enric Ballesteros

Caso 4. La rápida expansión de algas del género *Caulerpa* por el litoral mediterráneo

25 de julio de 1990. A toda portada, en la primera página del periódico *Nice-Matin*, se puede leer: "Accidente ecológico en la costa: el alga de tentáculos ataca los fondos marinos del litoral", iniciándose así la que ha sido la invasión marina más mediática en las costas mediterráneas francesas, italianas y españolas. *Caulerpa taxifolia*, bautizada por los periodistas como "alga asesina" ha tenido la virtud de concienciar a mucha gente de la problemática de las invasiones en el medio marino y, por otra parte, de iniciar una serie de estudios a todos los niveles (moleculares, ecológicos, fisiológicos, intervencionistas) para intentar conocer y combatir con eficacia una invasión marina. Diecisiete años después de que se publicara el primer trabajo científico sobre *Caulerpa taxifolia* podemos asegurar que ninguna especie de alga residente en el Mediterráneo ha recibido tanta atención por parte de los científicos, puesto que se llevan publicados más de 360 artículos sobre ella —algunos en revistas tan prestigiosas como *Nature* o *Science*— ha sido la estrella de siete congresos, ha acaparado portadas en múltiples diarios y revistas no especializadas y ha recibido una cobertura televisiva nada desdeñable.

En 1984, un único metro cuadrado de fondo marino estaba colonizado por *Caulerpa taxifolia*, justo frente al Museo

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Caulerpa taxifolia es una de las especies invasoras de los ecosistemas marinos más populares.

Fuente: Ballesteros, E.

Oceanográfico de Mónaco, en cuyo interior esta especie formaba parte de la vegetación que adornaba los acuarios tropicales. Diez años después *Caulerpa taxifolia* se había extendido a otros cuatro países (Francia, Italia, España y Croacia), recubriendo una superficie total de 1.500 hectáreas. A finales del año 2005, *Caulerpa taxifolia* colonizaba también las costas de Túnez y recubría, sólo en el estado francés, casi 9.000 hectáreas.

Sin embargo, y por rápida que pueda parecer esta progresión, una congénere de *Caulerpa taxifolia*, denominada *Caulerpa racemosa* v. *cylindracea,* batiría fácilmente esta, ya de por sí alarmante, capacidad de dispersión. Detectada en 1990 en Libia, se encontró casi instantáneamente en muchos países mediterráneos y 13 años más tarde estaba presente en las costas de 11 naciones mediterráneas. Aunque no se poseen datos cartográficos para el conjunto del Mediterráneo, sólo en Francia —donde se detectó por primera vez en 1997—, recubría un total de 8.070 hectáreas el año 2005.

Caulerpa racemosa coloniza una gran diversidad de ambientes. Es especialmente invasora en las comunidades de cascajo, los fondos rocosos con algas pardas y las praderas poco densas de la fanerógama marina *Posidonia oceanica*. No obstante,

en el Parque Nacional de Cabrera, donde *Caulerpa racemosa* debió instalarse hacia el año 2001, tres años después que se localizara en la Bahía de Palma, está presente en un intervalo de profundidades insólito: ¡entre 0 y 65 metros de profundidad!

La gran capacidad de dispersión de *Caulerpa* spp. está promovida por un crecimiento muy activo de sus estolones, los cuáles pueden llegar a crecer hasta 2 cm por día. Además, cualquier fragmento de planta puede desarrollar un nuevo individuo. Ello es de gran importancia en la dispersión, pues las plantas son fácilmente arrancadas del fondo por las redes de los pescadores o las anclas de las embarcaciones de recreo y son así

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Detalle de *Caulerpa tasifolia* y *C. racemosa* sobre los fondos marinos mediterráneos que invaden con rapidez.

Fuente: Ballesteros, E.

transportadas a medias y largas distancias. En nuestro laboratorio hemos descubierto que *Caulerpa taxifolia* puede subsistir viva fuera del agua hasta 11 días en condiciones de elevada humedad y en oscuridad, situación habitual en las cajas de las anclas o entre redes de pesca amontonadas. Los individuos de *Caulerpa taxifolia* que colonizan el Mediterráneo proceden casi todos ellos de la misma introducción y descienden pues del mismo individuo. Sin embargo, a diferencia de su congénere, todo parece indicar que la reproducción sexual de *Caulerpa racemosa* es altamente efectiva en verano, con liberaciones masivas de gametos al amanecer, lo que explicaría la todavía mayor velocidad de dispersión de esta especie frente a *C. taxifolia*.

Ante tal capacidad de dispersión ninguno de los mecanismos de erradicación ideados ha dado resultados positivos. En el medio marino el buceo impone unos límites muy estrictos, tanto de profundidad accesible, como de tiempo de estancia, por lo que

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

intentar erradicar especies situadas a más de 30 m de profundidad es prácticamente imposible, si no es mediante una tecnología avanzadísima y un coste astronómico. Por desgracia, solo nos queda esperar que tras una fase de expansión muy agresiva, a la que estamos todavía asistiendo, las comunidades mediterráneas activen por sí mismas mecanismos de respuesta a estas invasiones que permitan prosperar a las algas autóctonas y constituir comunidades que, aunque ligeramente transformadas, no pierdan su identidad mediterránea. Mientras, los científicos debemos aprender de estas invasiones para combatirlas mejor en un futuro y la sociedad debe tomar medidas para evitar que se reproduzcan situaciones como éstas con otras especies.

Referencias

Javel, F.; Meinesz, A. (2006). *Suivi de l'invasion des algues introduites Caulerpa taxifolia et Caulerpa racemosa en Méditerranée: situation devant les côtes françaises à la fin de l'année 2005.* LEML-UNSA, Niza.

Meinesz, A. (1997). *Killer algae.* The University of Chicago, Chicago & London.

Piazzi, L.; Meinesz, A.; Verlaque, M. et al (2005). "Invasion of *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* (Caulerpales, Chlorophyta) in the Mediterranean Sea: an assessment of the spread". Cryptogamie, *Algologie* 26: 189-202.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Ricardo Díaz-Delgado, Javier Bustamante
y David Aragonés

Caso 5. La teledetección como herramienta en la cartografía de especies invasoras: *Azolla filiculoides* en Doñana

El helecho acuático *Azolla filiculoides* es una pequeña planta flotante originaria de América y naturalizada en amplias zonas de Europa templada. Su forma y fisiología de crecimiento limitan el acceso a la luz a la vegetación sumergida. *Azolla* tiende a agotar el fósforo, genera anoxia por debajo de los densos tapices que forma, y termina impidiendo el desarrollo de otra vegetación sumergida o flotante. Este helecho fue detectado por primera vez en la marisma de Doñana en el año 2000, y se ha encontrado de manera recurrente durante la época de inundación ocupando, aparentemente, extensiones cada vez mayores. En Doñana invade áreas de marisma abierta (masas de agua libre), marisma cubierta por helófitos y macrófitos, lucios y caños. Es por tanto difícil de cartografiar mediante métodos convencionales dado que la marisma de Doñana, con una extensión de 25.000 ha es de difícil acceso cuando está inundada. El helecho crece y se extiende cuando comienza la inundación (a partir de enero) para acabar muriendo a lo largo del proceso de secado (meses de mayo a junio).

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

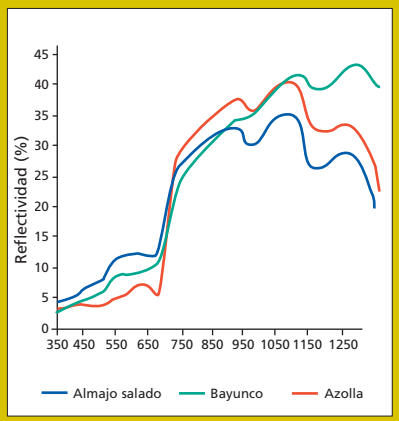


Figura 1. Respuesta espectral de la *Azolla filiculoides* en la región del visible e infrarrojo cercano del espectro (400-1300 nanómetros). Nótense los picos de absorción en la región del visible (azul y rojo) y la gran reflectividad en la región del Infrarrojo cercano (700-1100 nm).

Fuente: Díaz-Delgado, R.

La teledetección, entendida como el empleo de imágenes de la radiación emitida o reflejada por la superficie terrestre y que son capturadas mediante sensores remotos a bordo de aviones o satélites, se presenta como una de las mejores herramientas para la cartografía y el seguimiento de especies invasoras, sobre todo en el caso de especies vegetales. Las ventajas de la teledetección residen en su visión sinóptica del área de estudio (el sensor recoge en un instante información simultánea y continua de un área muy extensa), la información puede ser multi o hiperespectral (es decir recogida en muchas más longitudes de ondas de las que es sensible el ojo humano), los datos pueden ser multitemporales, y el coste es razonable para áreas extensas. Desde el punto de vista de la teledetección, la especie invasora puede dominar en el dosel, codominar con una especie autóctona o bien aparecer sobre determinadas especies o en el sotobosque. En el rango óptico del espectro los sensores de teledetección discriminan mejor la especie invasora cuando ésta se encuentra en el dosel, posee una firma espectral característica y distinta de la de otras especies, y especialmente cuando es dominante y contribuye mayoritariamente a la radiación total reflejada por la cubierta.

En la marisma del Espacio Natural de Doñana, el LAST (Laboratorio de SIG y Teledetección) de la Estación Biológica de Doñana está trabajando en la cartografía de inundación durante los últimos 30 años mediante el empleo de una serie temporal de imágenes de los satélites Landsat. Además de la discriminación de cuerpos de agua y de los niveles de inundación, cada 16 días se cartografían otros parámetros característicos de estos humedales como son la profundidad, la turbidez y el recubrimiento de vegetación acuática. Es en este contexto donde se enmarcan las primeras pruebas de utilización de sensores de teledetección por parte del LAST para la cartografía del grado de invasión por *Azolla filiculoides*. El pico de actividad de esta especie, concentrado en la época de máxima inundación, hace pensar que es posible distinguirla por el incremento que supone de actividad fotosintética en las zonas inundadas. El helecho aparece en la marisma como cubierta dominante o como cobertura mixta por debajo de los helófitos, tales como la castañuela (*Scirpus maritimus*), el bayunco (*Scirpus litoralis*), el candilejo (*Juncus subulatus*) o el almajo salado (*Arthrocnemum macrostachyum*). En las zonas invadidas termina cubriendo totalmente la lámina de agua y por lo tanto modifica las características reflectivas de la superficie. El helecho tiene una firma espectral característica (figura 1), distinta de la de otras especies de

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

La teledetección es una herramienta útil para detectar invasiones por *Azola filiculoides* en ecosistemas extensos como las marismas de Doñana.

Fuente: Bascompte, J.

vegetación acuática, y por tanto es posible cartografíarlo incluso en situaciones en las que no es la especie dominante. Desde el ciclo 2003-2004 el LAST lleva a cabo campañas de adquisición de datos de verdad-terreno en la marisma registrando la presencia y recubrimiento de *Azolla* en coincidencia con la adquisición de las imágenes por los sensores multiespectrales TM, ETM+ a bordo de los satélites Landsat. En ellos las zonas con mucha *Azolla* aparecen como manchas altamente reflectivas en

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Azolla filiculoides en Sanlúcar.

Fuente: Dana, E.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

el infrarrojo cercano (700-1100 nanómetros) lo que indica una elevada actividad fotosintética, muy superior a la de la vegetación nativa, en lugares inundados (figura 2). Durante el ciclo 2006-2007 y en el marco de un proyecto de la ESA hemos adquirido también imágenes de CHRIS-Proba, un sensor hiperespectral experimental, simultáneas con nuestros recorridos de campo. El sensor CHRIS tiene muchas más bandas que los sensores TM y ETM+ lo cual permite una mejor discriminación de *Azolla.* En Doñana, *Azolla* suele presentarse en las aguas libre en forma de masas rojizas relacionadas con su estado de estrés frente a la elevada insolación, esta característica le confiere una mayor detectabilidad en las imágenes hipersespectrales en la región del espectro entorno a 755 nm, Actualmente el LAST está realizando vuelos con los sensores hiperespectrales aeroportados Hawk y Eagle, dentro del proyecto Europeo ALIENS, para determinar si se mejora la discriminación aumentando la resolución espacial o espectral. Sin duda, la teledetección es una herramienta muy útil para investigar qué factores a gran escala parecen estar asociados a la invasión de *Azolla*.

Figura 2. Imagen Landsat del 5 de mayo de 2007 en falso color (composición de bandas 4-5-3) de la marisma de Doñana con la ubicación de los puntos del transecto efectuado el mismo día. Las manchas densas de *Azolla filiculoides* se identifican en la imagen de forma conspicua con tonos rojizo-anaranjados y en el transecto por los puntos de mayor grosor con respecto a los de *Azolla* dispersa.

Fuente: Díaz-Delgado, R.

Referencias

Bustamante, J.; Pacios, F.; Díaz-Delgado, R. et al (2007). *Predictive models of turbidity and water depth in the Doñana marshes using Landsat TM and ETM+ images.* J Environ Manag (en prensa).

García Murillo, P.; Sánchez-Gullón, E.; Cobo, MD et al (2004). "Plantas exóticas e invasoras en el Parque Nacional de Doñana". *Medio Ambiente 46.* http://www.juntadeandalucia.es/medioambiente/contenidoExterno/Pub_revistama/revista_ma46/ma46_46.html.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

La cochinilla blanca *Ceroplastes sinensis* es una plaga muy común de los cítricos.

Fuente: García, P.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Juan Antonio Campos y Mercedes Herrera

Caso 6. El carrizo de la pampa en la cornisa cantábrica

Cortaderia selloana es una gramínea originaria de regiones no tropicales de Sudamérica, situadas entre los paralelos 30º y 40º de latitud sur. Su área potencial se extiende por diversos territorios de clima templado de Argentina, Uruguay y sur de Brasil, así como por otros con clima mediterráneo de Chile. Generalmente, forma parte de diversas comunidades vegetales herbáceas que se desarrollan sobre suelos hidromorfos o aparece ligada a depresiones y orillas de cursos de agua si el clima es más seco.

En Europa fue introducida como especie ornamental entre 1775 y 1862, siendo citada en España por primera vez como asilvestrada en el año 1953, en la bahía de Santander. Se emplea como ornamental en casi toda la Península, pero es en la Cornisa Cantábrica: País Vasco, Cantabria, Asturias y Galicia, donde más se naturaliza. En Bizkaia se conocen 1336 poblaciones que ocupan un total de 134 ha distribuidas en 549 cuadrículas UTM de 1 km^2.Aparece en zonas artificiales o alteradas como baldíos, terrenos removidos, taludes y cunetas de vías de comunicación y en hábitats menos alterados y de mayor valor medioambiental: marismas, arenales costeros, matorrales, pastizales, humedales, etc., generalmente por debajo de los 300 m de altitud. Se ha constatado que a medida que se incrementa la densidad de poblaciones de *C. selloana*, aumenta

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Detalle del carrizo de la Pampa.
Fuente: Herrera, M.

la frecuencia y variedad de hábitats no artificiales que coloniza.

Es una planta que se reconoce muy fácilmente cuando está en flor por sus vistosas y densas inflorescencias (conocidas comúnmente como "plumeros"), de hasta 1 m de altura y sostenidas por pedúnculos de hasta 4 m. Estos "plumeros" son producidos al cabo de 1, 2 o 3 años desde la germinación de la planta y salen a finales del verano de grandes macollas constituidas por hojas largas, curvadas y glaucas, con bordes cortantes (de ahí el nombre de *Cortaderia*). Hay dos tipos de plantas: unas con flores femeninas y otras con flores hermafroditas (con estructuras masculinas y femeninas). Los individuos hermafroditas son capaces de producir semillas viables por sí mismos pero en una cantidad muy baja: 17.131 de media, frente a 303.252 de los femeninos; su función principal consiste en ser donantes de polen. En la práctica, *C. selloana* funciona como una especie dioica, que necesita de ambos tipos de individuos para reproducirse y formar semillas viables. Esta es una de las razones por la que en muchos territorios, la presencia de una mayor o menor proporción de pies funcionalmente masculinos y de femeninos, ha determinado un mayor o menor éxito de invasión. Los ejemplares adultos pueden tolerar heladas invernales, mientras que las plántulas son muy sensibles al frío, por lo que su capacidad de colonización se ve muy reducida en aquellas zonas donde las temperaturas mínimas invernales son bajas. Las semillas, cubiertas por glumillas con largos pelos se dispersan fácilmente por el viento a grandes distancias. En los taludes y cunetas de carreteras y autopistas, el paso de los vehículos provoca turbulencias a nivel del suelo, facilitando aún más su dispersión.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

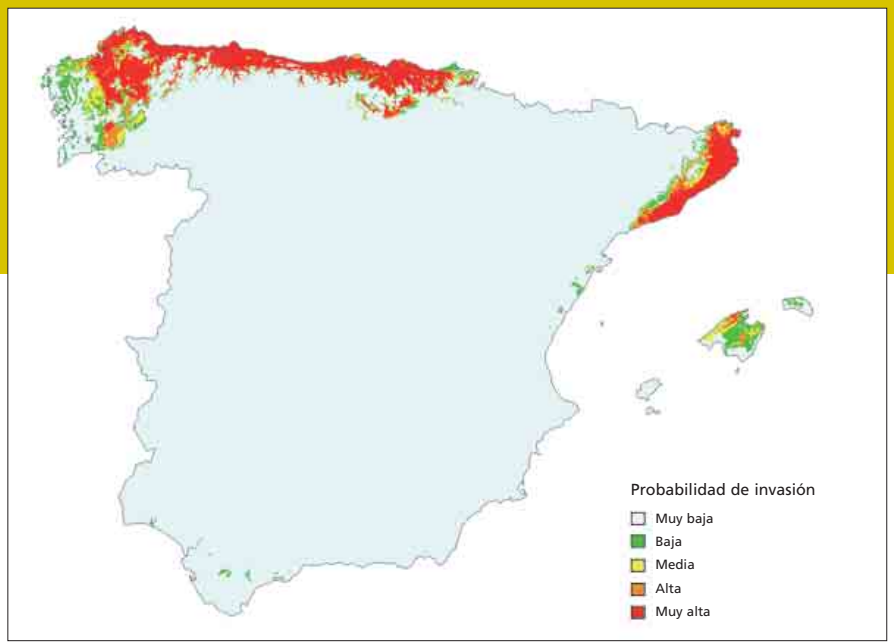


Figura 1. Modelización de la distribución potencial de *C. selloana* en España empleando distintas capas de datos ambientales, principalmente climáticos. Se han utilizado 605 localidades donde la especie aparece naturalizada en el norte peninsular, a las que se han añadido otras 32 localidades de Cataluña, Valencia, Mallorca y sur de Andalucía donde la especie aparece naturalizada sólo en suelos compensados hídricamente, como humedales, cunetas húmedas, etc.

Fuente: Herrera, M y Campos, J A; 2006.

Como consecuencia de su amplia comercialización como especie ornamental, el carrizo de la Pampa se ha convertido en la actualidad en una planta invasora en muchos países de ambos hemisferios. En España está considerada desde el año 2006 como una de las 20 especies exóticas invasoras más dañinas.

Los efectos negativos que tiene esta planta sobre los procesos naturales, las especies y las comunidades vegetales de los ecosistemas que invade pueden resumirse así:

- Compite con las plantas nativas, pudiendo llegar a desplazar a algunas especies amenazadas, sobre todo en zonas húmedas.
- Disminuye la concentración de N del suelo.
- Altera la calidad del paisaje, disminuyendo su naturalidad.
- Provoca una ralentización de la sucesión natural de la vegetación. En bosques jóvenes y plantaciones forestales compite con los árboles jóvenes por el agua y los nutrientes.
- La acumulación de hojas e inflorescencias secas aumenta el riesgo de incendios.

La dinámica poblacional de esta planta en la Cornisa Cantábrica aconseja la aplicación de medidas urgentes para reducir sus poblaciones y limitar en lo posible su expansión hacia zonas no invadidas. Como medida preventiva principal sería conveniente evitar su empleo en jardinería. El método de control más utilizado hasta ahora se basa en el uso

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Cortaderia selloana invade rápidamente taludes y zonas alteradas. Antigua zona minera de Gallarta (Bizkaia).

Fuente: Herrera, M.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

de herbicidas, combinado en ocasiones con métodos físicos: siega, corte de inflorescencias, arranque manual o mecánico. El herbicida glifosato se ha empleado con bastante éxito en Asturias y Cantabria. En hábitats sensibles como en las proximidades de zonas húmedas, no se recomiendan los métodos de control químico; es preferible arrancar las plantas por métodos mecánicos, intentando eliminar el sistema radical completo y revegetando posteriormente con especies nativas.

Referencias

De la Torre Fernández, F.; Gutiérrez, J.L. (2003). "Control de plantas invasoras en el litoral asturiano", por la Dirección General de Costas (Ministerio de Medio Ambiente). Grupo Especies Invasoras; *Serie Técnica* 1: 167-169.

Domènech, R.; Vilà M.; Gesti (2006). "Neighbourhood association of Cortaderia selloana invasion; soil properties and plant community structure in Mediterranean coastal grasslands". *Acta Oecologica* 29: 171-177.

Herrera, M.; Campos, J.A. (2006). *El carrizo de la Pampa en Bizkaia. Guía práctica para su control.* Instituto de Estudios Territoriales de Bizkaia. Diputación Foral de Bizkaia. Bilbao, 43 pp.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Las marismas son muy vulnerables a las invasiones biológicas.

Fuente: Bascompte, J.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Hélia Marchante y Elizabete Marchante

Caso 7. Rasgos comunes de las mimosas de origen australiano que invaden la Península Ibérica

El género *Acacia* pertenece a la familia de las leguminosas (*Leguminosae*), subfamilia mimosoideas (*Mimosoideae*) e incluye cerca de 1200 especies de árboles y arbustos. Cerca de una docena de especies[1] fueron introducidas en la Península Ibérica (PI) a partir de la mitad del siglo XIX, siendo en su mayor parte originarias de Australia y puntualmente de Sudáfrica (*Acacia karroo*).

El nombre del género —*Acacia*— proviene del término griego *akakía,* atribuido a varios árboles o arbustos espinosos, característica común a muchas especies de este género, particularmente las originarias del continente africano.

De entre las varias especies presentes en la PI, *Acacia dealbata* (mimosa) es actualmente reconocida como una de las peores plantas invasoras en los ecosistemas terrestres de Portugal. A pesar de estar presente por todo el país, las situaciones de invasión son más frecuentes en el Norte y Centro y en particular en suelos silíceos. En España

1. *A.karroo* Hayne, *A.dealbata* Link, *A.mearnsii* De Wild., *A.longifolia* (Andrews) Willd., *A.cyclops* A.Cunn. ex G.Don, *A.melanoxylon* R.Br., *A.pycnantha* Benth., *A.saligna* (Labill) H.L. Wendl., *A.retinodes* Schltdl., *A.decurrens* (J.C.Wendl.) Willd., *A.farnesiana* (L.) Willd, *A.baileyana* F.Muell., *A.verticillata* (L'Hér.) Willd., e *A.sophorae* (Labill.) R.Br.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Acacia dealbata (izda.) y *A. longifolia* (dcha.) son dos de las acacias introducidas más invasoras en la Península Ibérica.

Fuente: Marchante, H.

es también muy abundante en Galicia, donde presenta un comportamiento invasor y está puntualmente naturalizada en otras zonas como la Cornisa Cantábrica, Castilla y León, Cataluña, Extremadura, Andalucía occidental, Valencia y las islas Canarias orientales. La belleza de su floración ha justificado muchas veces su introducción. Además de este uso, *A. dealbata* ha sido también introducida para fijación de taludes, extracción de taninos, leña y aprovechamiento de varas para cestería. A pesar de las varias razones que condujeron a su introducción, esta especie reveló rápidamente su potencial invasor hasta el punto que a principios del siglo XX, la legislación portuguesa prohibió su utilización en situación de proximidad a terrenos cultivados, manantiales, cultivos de regadío, muros y edificios urbanos debido a su rápido crecimiento.

Además de *A. dealbata,* otras especies de *Acacia* son también muy frecuentes en la PI, por ejemplo *A. longifolia* (acacia de espigas), *A. melanoxylon* (acacia negra) e *A.saligna* (acacia, acacia de hoja azul), también introducidas por su valor ornamental. *A. longifolia* y *A. saligna* han sido también muy utilizadas para fijación de dunas, habiendo invadido

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Acacia saligna (izda.), *A. melanoxylon* (dcha.) son acacias introducidas muy invasoras en la Península Ibérica.

Fuente: Marchante, H.

principalmente zonas del litoral. *A. longifolia* está presente principalmente en la zona norte, en la costa atlántica, y *A. saligna* en la zona Sur, en la costa mediterránea. Actualmente todas estas especies son legalmente consideradas invasoras en Portugal y está prohibida su utilización.

De entre las especies referidas, *A. dealbata* y *A. melanoxylon* son árboles de gran porte, mientras que *A. longifolia* y *A. saligna* no sobrepasan el porte arbustivo o de pequeños árboles. Todas las especies presentan flores amarillas vistosas (*A. melanoxylon* es un poco más pálida) y, a excepción de *A. longifolia*, que presenta flores en espiga, tienen las flores reunidas en capítulos. Éstas poseen una floración temprana y sus frutos son legumbres, frecuentemente tan numerosas que confieren a las copas unas tonalidades anaranjadas durante los meses de fructificación.

El carácter invasor de las distintas especies está relacionado con la producción de elevado número de semillas —d gran longevidad, y cuya germinación es estimulada por el fuego— por la elevada tasa de crecimiento, y por la vigorosa capacidad de regeneración vegetativa de raíz y de cepa. La capacidad para fijar nitrógeno,

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

característica de toda la familia, les confiere también una ventaja para la invasión de ambientes pobres en nutrientes. Están dotadas de estrategias de dispersión eficientes; las semillas pueden ser dispersadas por aves, hormigas, el viento, o incluso el agua cuando están presentes en las márgenes de cursos de agua. También se cuentan, entre otras ventajas de estas especies, la ausencia de enemigos naturales en la PI y el hecho de alcanzar la madurez relativamente pronto.

Extensas áreas del territorio portugués y algunas áreas de España presentan actualmente problemas con estas especies, principalmente con *A. dealbata* y *A. longifolia*, donde son responsables —entre otros impactos— de la disminución de la biodiversidad, la alteración de ciclos biogeoquímicos (ciclo del nitrógeno) y la drástica alteración de los paisajes naturales. Estas dos especies son, desde hace tiempo, objetivo de medidas de control en áreas con interés para la conservación, frecuentemente con poco éxito. Las metodologías aplicadas son generalmente una conjugación de métodos mecánicos (corte raso) y químicos (pincelamiento de las cepas y/o pulverización de los rebrotes), para *A. dealbata*, y el corte raso y para *A. longifolia*. No obstante, estas medidas tienen poco éxito puesto que las actuaciones son puntuales y no hay un seguimiento posterior esencial para eliminar tanto las numerosas plántulas que germinan (de ambas especies) como el rebrote vigoroso de cepa y de raíz (en *A. dealbata*). De este modo, las acciones de control que garanticen el éxito se vuelven extremadamente costosas. En áreas experimentales han sido aplicadas otras metodologías, como descortezamientos y pinceladas de la corteza en árboles en pie, que han dado resultados bastante prometedores.

Referencias

Marchante, H.; Marchante, E.; Freitas, H. (2005). *Plantas Invasoras em Portugal: fichas para identificação e controlo.* Edição dos autores. Coimbra.

Sanz-Elorza, M.; Dana, E.D.;Sobrino, E. (2004). *Atlas de las Plantas Alóctonas Invasoras en España.* Dirección General para la Biodiversidad. Madrid.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Luis Navarro, Silvia Castro y Garbiñe Ayensa

Caso 8. Reproducción asexual como escape a problemas reproductivos sexuales: el caso de *Oxalis pes-caprae*

La mayoría de las hipótesis desarrolladas para explicar por qué algunas especies de plantas se comportan como invasoras agresivas, consideran a las interacciones ecológicas que se establecen entre dichas plantas y las especies animales nativas como los mecanismos fundamentales que permiten comprender su éxito como especies invasoras. Así, por ejemplo, muchos investigadores proponen que la posesión de un sistema de polinización generalista propicia el éxito de las plantas invasoras. Aquellas especies de plantas que sean capaces de usar el conjunto local de visitantes florales como polinizadores efectivos tendrán una probabilidad de actuar como invasoras mayor que las especies con un sistema de polinización altamente especializado, ya que es muy probable que esos insectos que han evolucionado con ellas no hayan viajado con sus plantas hospedadoras. Sin embargo, comienza a ser habitual encontrar casos en los que esta hipótesis no explica el éxito de determinadas especies: *Oxalis pes-caprae* constituye un ejemplo cercano.

Oxalis pes-caprae es una planta perenne originaria de Sudáfrica, que fue

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Oxalis pes-caprae.
Fuente: Vilà, M.

introducida como ornamental entre otras vías en distintas áreas del mundo, sobre todo en regiones con un clima mediterráneo. Esta especie, que llegó a la cuenca mediterránea a finales del siglo XVIII ha tenido un gran éxito colonizando áreas alteradas como suelos cultivados, bordes de caminos o campos abandonados. Sin embargo, *O. pes-caprae* presenta un mecanismo de reproducción sexual "complejo". Esta especie posee flores tristilas (i.e. individuos con flores de estilo corto, individuos con flores de estilo intermedio e individuos con flores de estilo largo). Las especies heterostilas presentan habitualmente, y en este caso también, un mecanismo de reproducción auto-incompatible, es decir, el polen de una flor no puede fecundar óvulos de la misma flor y morfo-incompatible, tampoco es posible la fecundación de óvulos con polen del mismo morfotipo. Este hecho obliga a que la producción de semillas requiera obligatoriamente que se produzcan cruces entre individuos de distintos morfotipos. Y para que esto ocurra, se requiere la participación de polinizadores eficientes y, en cierta medida, especializados, además de proporciones similares de individuos de cada morfotipo floral.

Sin embargo, a lo largo de la península ibérica y Marruecos y quizás en otras regiones donde también invade, *O. pes-caprae* no se reproduce de manera sexual. Este hecho nos ha sugerido tres preguntas que hemos intentado resolver:

¿Cuál es la causa del fracaso reproductivo sexual en esta especie?

Los estudios que hemos realizado han mostrado que 1) la mayoría de las poblaciones están compuestas por individuos de un solo morfotipo floral (estilo corto), con lo cual, no existe posibilidad de reproducción sexual y 2) en aquellas pocas poblaciones en las que se observaron individuos de dos o más morfos, supuestamente compatibles sexualmente, cada morfotipo floral presentaba un número de cromosomas diferente, impidiéndose así el apareamiento correcto entre individuos de los diferentes morfotipos florales.

Pero, a pesar de ello, esta especie está mostrando un crecimiento y una capacidad invasora muy elevada.

¿Qué mecanismo reproductivo permite a *Oxalis pes-caprae* comportarse como una especie invasora?

Oxalis pes-caprae tiene un bulbo transitorio que permanece enterrado y latente durante el verano. A pesar

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

de la predación y mortalidad que sufren los bulbos a lo largo del verano, la tasa de germinación de estos bulbos en otoño es muy elevada. Además cada planta da lugar a más de 20 bulbillos que mediante movimientos de elongación de los tallos y contracción de las raíces son liberados al suelo teniendo la capacidad de originar nuevos individuos. La elevada tasa de dispersión de bulbillos por el ganado y los humanos determinan el éxito de esta especie invasora.

¿Hay un incremento en la capacidad competitiva tras el éxito de reproducción vegetativa de *O. pes-caprae*?

La hipótesis denominada *"Evolución del incremento de la capacidad competitiva"* podría explicar el éxito de algunas especies invasoras. Esta hipótesis plantea que la energía salvada en reducir estructuras poco útiles en el nuevo ambiente, serviría para aumentar la capacidad competitiva en el nuevo ambiente. La ausencia de reproducción sexual podría resultar en una reducción de la inversión energética que *O. pes*-caprae usaría para producir bulbillos y así mejorar la capacidad de reproducción asexual. De momento, en España ya se ha detectado la presencia de un nuevo morfotipo estéril que podría ser, si cabe, más agresivo vegetativamente. El conocer si esta estrategia de "suplantar" la reproducción sexual vía asexual es evolutivamente estable requerirá estudios detallados en este sentido.

Referencias

Castro, S. et al. (2007). "Distribution of flower morphs, ploidy level and sexual reproduction of the invasive weed *Oxalis pes-caprae* in the western area of the Mediterranean region". *Ann Bot 99:* 507-517.

Müller-Schärer, H. et al (2004). "Evolution in invasive plants: implications for biological control". *Trends Ecol Evol* 19: 417-22.

Vilà, M.; Bartomeus, I.; Gimeno, I. et al (2006). "Demography of the invasive geophyte Oxalis pes-caprae across a Mediterranean island". *Ann Bot* 97: 1055-1062.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Xim Cerdà

Caso 9. La hormiga argentina: una invasora implacable

Su nombre en latín es *Linepithema humile* y —como dice un investigador americano— es irónico que su "apellido" sea *humile* (es decir, humilde o insignificante) porque esta hormiga invasora es una de las plagas urbanas, agrícolas y de ambientes naturales más expandida mundialmente, en las zonas de clima mediterráneo y subtropical. La especie es originaria de Sudamérica, Argentina y Brasil, desde donde se ha extendido por todo el mundo. En USA apareció como plaga en 1891, a Portugal llegó entre 1890 y 1894, y su presencia en España se detectó por primera vez en 1923 en Valencia. En la actualidad está presente a lo largo de todo el litoral ibérico, así como en las islas Baleares, Canarias, Azores y Madeira.

La hormiga argentina no es capaz de dominar las comunidades naturales de su lugar de origen, donde coexiste con otras especies nativas. Pero una vez llega a una nueva zona, se extiende y reproduce rápidamente, dominando la comunidad y compitiendo por los alimentos y el espacio con las hormigas nativas.

Las colonias son poligínicas (con muchas reinas) y se reproducen por gemación: una fracción de la colonia compuesto por obreras y una o varias reinas se marcha e instala en otro sitio. Las colonias se mantienen comunicadas mediante el tráfico de obreras, es la denominada "unicolonialidad" (muchas colonias diferentes se comportan como una única colonia). En un estudio de la universidad de Lausanne, una

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Hormiga argentina *(Linepithema humile)*.

Fuente: Wild, A.

Obreras y reina de la hormiga argentina. Las obreras son marrones, miden 2-3 mm, la reina mide 4-6 mm. Las colonias se reproducen por gemación: la reina fecundada abandona la colonia madre y marcha con un grupo de obreras a la nueva. Entre las colonias del grupo familiar no hay agresividad y a menudo se establece toda una red de pistas por las que transitan las obreras, lo que se conoce como unicolonialidad.

Fuente: Angulo, E.

investigadora francesa muestreó la hormiga argentina a lo largo del litoral mediterráneo desde Italia, pasando por Francia y recorriendo toda la Península Ibérica. Sobre un total de 33 poblaciones europeas, solo encontró tres poblaciones entre Barcelona y Valencia cuyas obreras sí se peleaban con las de otras poblaciones, porque eran genéticamente diferentes. La unicolonialidad, que proviene de la escasa diversidad genética de las poblaciones invasoras, disminuye la agresión entre poblaciones y permite elevadas densidades de obreras, así como la dominancia ecológica de los hábitats invadidos. En cambio, en su hábitat original sudamericano, la hormiga argentina suele ser multicolonial, con agresividad entre obreras de diferentes colonias. Cuando actúa como invasora, una reina necesita muy pocas obreras (10 son suficientes) para establecer un nido con éxito, así que no debe sorprendernos la facilidad con la que estas hormigas se dispersan como resultado del comercio y tráfico humano.

Esta especie causa importantes daños indirectos en los cultivos. Se alimenta principalmente de melaza producida por diferentes homópteros (cóccidos, áfidos o pulgones) que son plagas y a los cuales protegen de parásitos y depredadores. En viñedos y cultivos de cítricos, la hormiga argentina altera el control biológico de dichas plagas, al interferir agresivamente sobre los parásitos y depredadores que se alimentan de dichos insectos. Pero su efecto más negativo se da a nivel de ecosistema: las hormigas son importantes componentes de la mayoría de los ecosistemas terrestres, y la

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

sustitución de gremios completos de hormigas nativas por una única especie introducida, como es el caso, genera una gran variedad de efectos. Por ejemplo, en los ecosistemas mediterráneos hay numerosas plantas mirmecócoras, es decir, cuyas semillas son dispersadas por hormigas. Tanto en el fynbos sudafricano como en los alcornocales gerundenses, la aparición de la hormiga argentina implica la desaparición de la hormigas mirmecócoras y la interrupción de este mutualismo de dispersión.

Como ha demostrado un equipo de la Universitat de Girona, dirigido por Crisanto Gómez, la hormiga argentina puede afectar enormemente al éxito reproductivo de distintas especies de la flora mediterránea, al interferir tanto sobre la polinización como sobre la dispersión de las semillas. Asimismo, la aparición de la hormiga argentina puede influir en la reducción de las poblaciones de ciertos vertebrados, como ha ocurrido con el lagarto cornudo en California, que se alimenta principalmente de hormigas granívoras, desaparecidas ante el empuje de la hormiga argentina.

A pesar de los numerosos estudios desarrollados, hasta ahora no se ha encontrado ningún método ni químico ni biológico para su control o erradicación. Su expansión parece estar limitada por condiciones rigurosas del medio ambiente, por ejemplo, temperatura o humedad extremas, razón por la que, por suerte, la invasión no ha prosperado todo lo esperable en las islas de Madeira o en el Parque Nacional de Doñana.

Referencias

Blancafort, X.; Gómez, C. (2006). "Downfall of pollen carriage by ants alter Argentine ant invasion in two Mediterranean Euphorbia species". *Vie et Milieu* 56: 243-246.

Giraud, T.; Pedersen, J.S.M.; Keller, L. (2002). "Evolution of supercolonies: the Argentine ants of Sourthern Europe". *Proc Nac Acad Sci* 99: 6075-6079.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

El consumo ha extendido la invasión del cangrejo americano *(Procambarus clarkii)* y otros crustáceos.

Fuente: Olenin, S.

El cangrejo americano *Procambarus clarkii* es una de las especies invasoras de nuestras aguas dulces con más impacto ecológico.

Fuente: Boix, D.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Soledad Vivas, Borja Nebot y Fernando Ortega

Caso 10. Erradicación de cangrejo señal en Andalucía

El cangrejo señal (*Pacifastacus leniusculus*) es origario del Noroeste de EE.UU. y el Sudoeste de Canadá, desde donde fue introducido en Europa en 1959, llegando a España a mediados de los años 70. Las introducciones voluntarias, por parte de las administraciones involucradas, como "sustituto ecológico" del cangrejo de río autóctono, fueron complementadas con individuos escapados de las astacifactorías. Su distribución actual en Europa incluye a Alemania, España, Finlandia, Francia, Lituania, Noruega, Polonia, Reino Unido, República Checa, Rusia y Suecia.

Aunque el impacto que producen los cangrejos exóticos (cangrejo señal, cangrejo rojo americano) en los ecosistemas que ocupan está bien estudiado, apenas se han documentado experiencias para el control de sus poblaciones. Con anterioridad al caso que se presenta, en España se habían llevado a cabo tan solo algunos programas de control de cangrejo señal, aislados y con escaso éxito, principalmente por la falta de recursos económicos.

La población de cangrejo señal de Riofrío (Loja, Granada) se detectó por primera vez en 2003, y representa la introducción más meridional de esta especie en Europa. Ocupaba un tramo de río de alrededor de 1 km, limitado por un salto de agua de unos 3 metros de altura aguas arriba; y probablemente por la deficiente calidad de las aguas (debido a la presencia de vertidos

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

El cangrejo señal *(Pacifastacus leniusculus),* originario de Norteamerica, fue introducido deliberadamente en ríos españoles a mediados de los años 70 por parte de las administraciones, como "sustituto ecológico" del cangrejo de río autóctono.

Fuente: Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía.

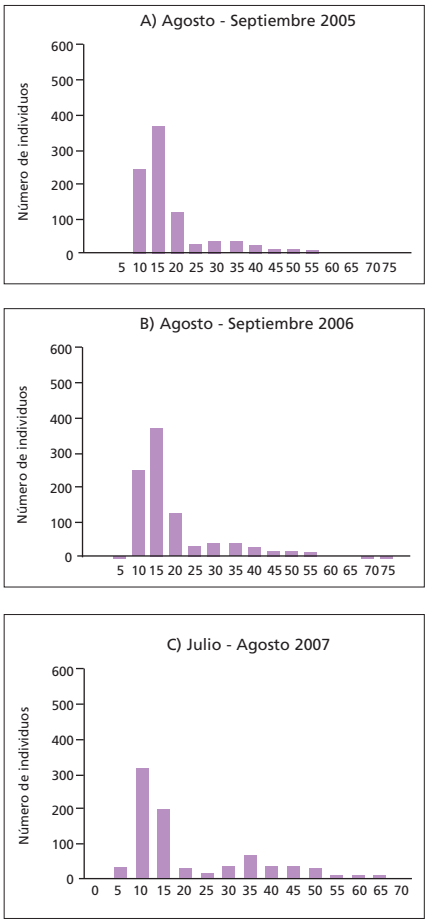


Figura 1. Capturas de cangrejo señal por clases de tamaño del cefalotórax: a) primer mes de trabajo (agosto-septiembre 2005); b) después de un año de trabajo (agosto-septiembre 2006); c) tras dos años de trabajo (julio-agosto 2007).

Fuente: Vivas, S.

industriales y a los aportes del arroyo Salado) aguas abajo.

En 2005, la Consejería de Medioambiente presentó un Programa para su erradicación. La erradicación de esta especie se consideraba una prioridad en Andalucía, al estar demostrado que su presencia en un tramo de río implica la desaparición del cangrejo autóctono, por el contagio de un hongo mortal para este último (*Aphanomyces astaci)*. La existencia, en ese momento, de una sola población de cangrejo señal en Andalucía recomendaba aunar todos los esfuerzos para evitar su expansión por el territorio, que podría convertir su control poblacional en una empresa inabordable. Además, la puesta en marcha del Programa de Control de Especies Exóticas Invasoras en 2004 aseguraba la existencia de recursos económicos y técnicos a medio plazo, lo que permitía diseñar un programa de trabajo ambicioso.

El diseño de este programa se planteó en 3 fases de trabajo sucesivas. En primer lugar, el control de la población, mediante un intensivo programa de captura manual, con nasas o con pesca eléctrica (se planteó además la utilización experimental de métodos biológicos, como la predación con trucha arcoiris). El objetivo era reducir la población, evitando el riesgo de traslado de individuos por parte de

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

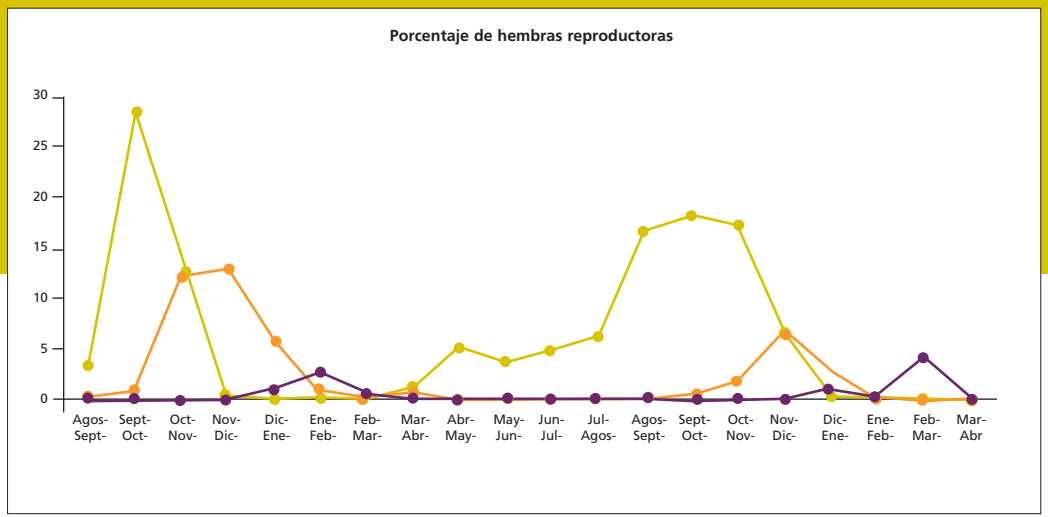


Figura 2. Porcentaje de hembras preparadas para la reproducción (verde), hembras capturadas con huevos (naranja) y hembras capturadas con cangrejos eclosionados (morado).

Fuente: Vivas, S.

furtivos a otras zonas de Andalucía. Las campañas de captura se utilizaron además para recopilar información de la biología y hábitos de la especie en la zona, que será utilizada para remodelar las estrategias de control y erradicación a las peculiaridades de la población de cangrejo señal bajo control. Hasta el momento se han completado dos ciclos anuales, durante los que se han capturado 23.411 individuos y se ha conseguido una disminución muy significativa de las capturas (de 80 a 50 entre el primer y el segundo año, dependiendo del tramo de río). Los cambios en la estructura de edad desde el comienzo de los trabajos se observan en la figura caso 1. Se han obtenido datos de la biología de la especie que amplían lo que hasta el momento se conocía: por ejemplo, el nacimiento de las larvas en Riofrío (diciembre-febrero) es muy anterior a los datos publicados hasta el momento para esta especie (abril a junio) (figura caso 2).

En segundo lugar, la consulta a expertos en la materia, mediante una reunión técnica celebrada el 28 de junio de 2007, a la que asistieron expertos en control de cangrejos exóticos de Europa, expertos en afanomicosis y en la biología de cangrejos autóctonos y exóticos. En esta reunión, se analizaron los resultados de los trabajos de control tras dos ciclos anuales, y se discutieron de propuestas metodológicas para la erradicación de la especie en la zona. Las conclusiones de esta reunión consideran muy satisfactorios los resultados obtenidos hasta el momento, y recomiendan continuar con estos métodos de bajo impacto (manuales,

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

pesca eléctrica, nasas) hasta llegar al límite de eficacia de los mismos. Además, sugieren llevar a cabo actuaciones complementarias de derivación de caudal, para optimizar la eficacia de los métodos de captura en las zonas menos accesibles. Y recomiendan llevar a cabo un proyecto para estudiar la viabilidad de la aplicación de biocidas (piretrinas) en la zona, método que se está ensayando en la actualidad en el Reino Unido.

En tercer lugar, la erradicación de la población. Esta frase, que no se ha ejecutado, es de gran complejidad técnica y no puede apoyarse en la experiencia de casos precedentes. Se llevará a cabo a partir de las propuestas desarrolladas en la fase anterior, realizando previamente un análisis de viabilidad con todos los agentes implicados en la gestión y el uso del tramo de río invadido.

Referencias

Hei, C.L.; Vander Zanden, M.J.; Magnuson, J.J. (2007). "Intensive trapping and increasing fish predation cause massive population decline of an invasive crayfish". *Freshwater Biol:* 1-13.

Peay, S.; Hiley, P.D.; Collen, P. et al. (2006). "Biocide treatment of Ponds in Scotland to Eradicate Signal Crayfish". *Bull Fr Péche Pisci* 380-381: 1363-1379.

Souty-Grosset, C.; Holdich, D.M.; Noöel, P. et al. (eds.) (2006). "Atlas of Crayfish in Europe". *Publications Scientifiques du Muséum National d'Historie Naturelle.* Volumen 64, Collection Patrimoines Naturels, Paris.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Carlos Samarín

Caso 11. El picudo rojo de las palmeras en Canarias

Sin duda ninguna, la llegada a Canarias a finales del año 2005 de la temible plaga de palmeras denominada "picudo rojo de las palmeras" (*Rhynchophorus ferrugineus*), ha marcado un antes y un después en la gestión de una especie endémica del archipiélago: la palmera canaria (*Phoenix canariensis*). Esta diferencia no viene solo marcada por la inversión realizada, casi 4.500.000 euros en dos años, ni por ser la especie afectada tanto el símbolo vegetal del Archipiélago Canario como el elemento que caracteriza un hábitat canario incluido en la Directiva Hábitat como prioritario (*Palmerales de Phoenix*), sino, fundamentalmente, por la coordinación llevada a cabo entre las diferentes administraciones con competencias en la materia y los medios puestos en marcha para su evaluación, vigilancia, contención y control.

Una de las principales medidas llevada a cabo, una vez conocido el alcance inicial de la infección, fué la prohibición de importación de palmáceas del exterior. Esta medida fue acompañada por la aprobación de un decreto de promoción y fomento de la producción y plantación de ejemplares nativos de *Phoenix canariensis*, certificando su procedencia de fuentes semilleras declaradas. Esta acción permitió concentrar y optimizar, mayoritariamente, los medios disponibles en los focos de infección conocidos.

Otra de las acciones importantes llevadas a cabo se centró en comprobar que la plaga no hubiese llegado a las poblaciones silvestres de palmerales canarios, y establecer perímetros de seguridad de 2 km de ancho en torno a estas formaciones naturales, que

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Detalle del picudo rojo de las palmeras *(Rhynchophorus ferrugineus).*

Fuente: Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía.

permitieran desarrollar las medidas preventivas necesarias para evitar su entrada en caso de encontrarse un foco de infección en las cercanías. Además de estos perímetros, se desarrolló una clasificación de todos los palmerales silvestres existentes en el Archipiélago (704, distribuídos en cinco de las siete islas), asignándolos a cinco niveles de prioridad en la protección, con objeto de que extremar las precauciones en aquellos con mayor nivel de naturalidad y mayor probabilidad de infección. Como medidas de vigilancia y evaluación, se establecieron varios equipos (uno por isla) que inspeccionaron regularmente tanto los palmerales silvestres como los exóticos, particularmente en aquellos lugares ("*puntos calientes*") con potencialidad de poder albergar la plaga (principalmente complejos turísticos, campos de golf, avenidas y otros lugares humanizados donde se han introducido palmeras de elevado porte en los últimos cinco años). Esta inspección se realizó de manera individualizada, seleccionando aquellos ejemplares con síntomas de presentar algún nivel de estrés. Estas evaluaciones del estado fitosanitario no se centraron exclusivamente en la detección de la presencia de picudo rojo o de su sintomatología, sino que incluyeron otras posibles plagas o enfermedades comunes en palmeras, lo que ha permitido tener una caracterización general del estado de los palmerales analizados.

El tratamiento de los focos conocidos conlleva la ejecución de un protocolo de estricto cumplimiento, que implica la corta del ejemplar donde se constate la presencia de la plaga y su enterrado en vertedero bajo un metro y medio de tierra, así como el tratamiento químico de un perímetro de control para controlar la posible dispersión de algún ejemplar durante el proceso de apeado. El citado tratamiento químico se realiza actualmente con diazinon al 24% y con imidacloprid, mojando completamente el cogollo de la palmera (la rapidez de acción es mayor que usando éste último como sistémico). Al objeto de contener la plaga en los focos conocidos, impidiendo la infección de nuevos ejemplares, se desarrolla además un programa de tratamientos químicos preventivos, con alternancia de materias activas autorizadas. Estos tratamientos de fumigación se complementan con una red de trampas con atrayentes sexuales y alimenticios (agua con dátiles o caña de azucar, a la que se añade propenglicol para reducir las pérdidas por evaporación), con el fin de disminuir los niveles poblacionales de la plaga en los focos. Las trampas, que se colocan separadas de los ejemplares de palmeras para evitar que atraigan a

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Tratamiento de palmera contra picudo rojo *(Rhynchophorus ferrugineus)* en Fuerteventura.
Fuente: Samarín, C.

los insectos hacia éstas, son cubos o contenedores con tapa y orificios de entrada cenitales y laterales, que se colocan de pie (con una malla para facilitar la trepa de los insectos) o semienterrados (a nivel de entrada de orificios). Como medida excepcional, se han colocado también algunas trampas de monitoreo en las islas sin focos declarados, para facilitar la detección temprana de la plaga en lugares susceptibles de albergarla (los mencionados *puntos calientes*).

Todas estas acciones han venido acompañadas de una campaña de concienciación ambiental, mediante la realización de documentos escritos (trípticos y folletos), audiovisuales (un *spot* y un publireportaje televisivos) y una página web (www.picudorojocanarias.es) que informan sobre la importancia del recurso a proteger, la peligrosidad de la plaga y las acciones llevadas a cabo, y solicita la colaboración ciudadana. Además, la puesta en marcha de varios proyectos de investigación en colaboración con el Instituto Canario

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Palmera atacada por el picudo rojo *(Rhynchophorus ferrugineus).*

Fuente: Vilà, M.

de Investigaciones Agrarias aportará información sobre el ciclo biológico y el comportamiento de la plaga en nuestro archipiélago, e intentará identificar algún parasito natural que pudiera servir para controlarla.

Toda la información generada a lo largo de estos dos años de arduo trabajo se ha volcado en una base de datos, que estará interconectada en breve con todas las administraciones con competencias en la gestión de la plaga. Esta herramienta permite realizar análisis (gráficos y numéricos) a tiempo real del estado en el que se encuentran las distintas fases de control desarrolladas y descargar la información generada para cualquier ámbito territorial.

Afortunadamente, aun podemos decir que la plaga de picudo rojo de las palmeras se encuentra focalizada en ámbitos urbanos de las islas de Fuerteventura, Gran Canaria y Tenerife y no ha infectado los palmerales silvestres de Canarias.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Montserrat Vilà

Caso 12. Pitas y chumberas: un caso espinoso

En muchas postales de pueblos de la costa mediterránea aparece alguna pita (*Agave* spp.) o chumbera (*Opuntia* spp.) con el mar de fondo. Los turistas piensan que estas plantas son típicamente mediterráneas, hasta el punto de que se consideran especies emblemáticas de parajes protegidos, tales como el Cabo de Gata, el Cabo de Creus, Timanfaya o Garajonay, por citar algunos. Nada más lejos de la realidad, estas plantas procedentes de Centroamérica fueron introducidas en España en el siglo XVI por los conquistadores del Nuevo Mundo atraídos por sus usos, especialmente en la producción textil. *Agave americana* se ha utilizado tradicionalmente para cordelería y *Opuntia ficus-indica* para la obtención de un tinte que se extrae de una cochinilla que habita en sus palas. Los usos de estas especies en particular, así como la de otras espcies de pitas (*A. sisalana* y *A. fourcroydes*) y chumberas (*O. stricta*, *O. dillenii*) ha sido múltiple: delimitación de fincas, paravientos y control de la erosión, producción de forraje y frutos y, sobre todo, ornamental.

Estas especies presentes en todos los países de la cuenca mediterránea se encuentran normalmente en taludes con suelos arenosos, bien drenados, expuestos al sol cerca de zonas construidas. Pero con el abandono de cultivos también están invadiendo pastos y matorrales. La reproducción vegetativa es muy importante y contribuye a formar parches densos e impenetrables debido a sus pinchos y espinas. En las chumberas la reproducción vegetativa se produce mediante el desprendimiento de palas

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Aspecto de una comunidad vegetal del Parque Natural del Cabo de Gata invadido por pitas y otro sin invadir.

Fuente: Vilà, M.

que enraizan muy fácilmente, y en las pitas mediante plantulitas vivíparas que aparecen en los rizomas o en el tallo floral y que se desprenden cuando la planta madre muere. También se reproducen sexualmente pero con menor éxito. Los frutos de las chumberas son consumidos por una gran cantidad de vertebrados tales como lagartos, tordos, estorninos, zorros, ginetas y jabalís que favorecen la dispersión de las semillas a larga distancia y, por tanto, el establecimiento de nuevos focos de invasión.

Las pitas y las chumberas poseen un metabolismo fotosintético tipo CAM, propio de cactus y plantas crasas de climas áridos y desérticos. Este metabolismo les permite resistir largos periodos de sequía, ser muy eficientes en el uso del agua y tolerar ciertos niveles de salinidad. Hay modelos matemáticos que predicen que estas especies se ven favorecidas con el aumento de temperaturas, de manera que el cambio climático aumentaría su área de distribución.

Además de los daños que producen sus espinas, tanto a humanos como al ganado, estas especies también producen otros impactos que van desde lo estético hasta lo ecológico.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Las pitas y chumberas, muchas veces asociadas, nada tienen que ver con la vegetación propia de las zonas litorales mediterráneas. Otro impacto más sutil está relacionado con las interacciones biológicas. Las chumberas poseen flores muy vistosas que atraen a multitud de polinizadores, siendo por tanto plantas muy generalistas. En áreas invadidas los polinizadores se concentran en las flores de chumbera y reducen las visitas a las plantas nativas, hasta el punto que ciertas interacciones planta-polinizador dejan de ser operativas. Esto podría afectar la persitencia de algunas especies vegetales que requieren polinización cruzada para producir semillas.

Pitas y chumberas ejemplifican cómo la percepción influye en la toma de decisiones sobre gestión de las invasiones biológicas, incluso sabiendo que su presencia influye en las especies nativas. Estas especies evocan escenarios mediterráneos erróneos y si uno de los objetivos de la educación ambiental es la apreciación y apuesta por mantener espacios naturales compuestos por especies realmente mediterráneas, estas especies no deberían ocupar un puesto tan privilegiado en la imagen de estos parajes como el que actualmente ostentan.

Referencias

Badano, E.I.; Pugnaire, F.I. (2004). "Invasion of agave species (Agavaceae) in south-east Spain: invader demographic parameters and impacts on native species". *Diversity and Distribution* 10: 493-500.

Gimeno, I.; Vilà, M. (2002). "Recruitment of two Opuntia species invading abandoned olives groves". *Acta Oecol* 23: 239-246.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Las pitas poseen reproducción vegetativa.

Fuente: Vilà, M.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Juan Luis Rodríguez-Luengo

Caso 13. El reto de la gestión del arrui en La Palma (islas Canarias)

El arrui (*Ammotragus lervia*) se distribuye por el norte de África y ha sido introducido en Europa y América. En la España Peninsular cuenta con poblaciones en Murcia, Alicante, Almería y en algunos cotos privados en diferentes provincias. En 1972, se liberaron 16 ejemplares con fines cinegéticos en las inmediaciones de la Caldera de Taburiente (Tenerife). Actualmente ocupa la práctica totalidad del Parque Nacional de La Caldera de Taburiente y las vertientes este y noreste de la isla, y cuenta con una población de alrededor de 250 ejemplares, la mayoría en el interior del Parque Nacional. La totalidad del área de distribución del arrui está incluida en la Red Canaria de Espacios Naturales Protegidos y en la red Natura 2000.

El arrrui tiene un impacto directo sobre numerosas especies vegetales, principalmente por herbivoría. Por ello, es considerado como un importante factor de amenaza para varias especies incluidas en el Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias, que se relacionan en la tabla 1.

Tras la liberación de los primeros ejemplares de arrui, se mantuvo la prohibición de su caza durante varios años, aunque existió cierto grado de caza furtiva. Su caza deportiva no se empezó a gestionar hasta principios de los años 80. En 1986, la Comunidad Autónoma de Canarias asumió las competencias en materia de conservación de la naturaleza, que incluye la gestión cinegética. En el mismo año, el primer Plan Rector de

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Arrui *(Ammotragus lervia).*

Fuente: Cassinello, J.

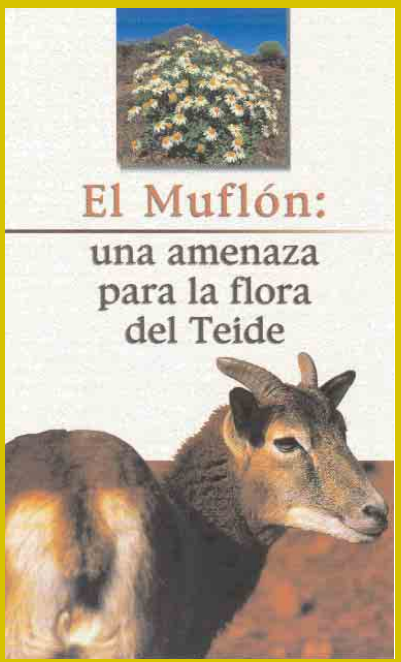
Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Uso y Gestión del Parque Nacional de La Caldera de Taburiente estableció que la especie debía ser "desalojada" del Parque Nacional, y el Pleno del Patronato del Parque planteó la conveniencia de su erradicación. En 1994, coincidiendo con la transferencia de las competencias de caza al Cabildo Insular de La Palma, el Parque Nacional comienza su programa de control de la especie.

Desde 1988, la Administración del Parque Nacional desarrolla batidas anuales de control de la población de arrui y se desarrollan actuaciones para la protección de especies amenazadas de flora mediante barreras físicas. En 2001, la Comisión Mixta de Gestión de los Parques Nacionales de Canarias acuerda ofrecer al Cabildo Insular de La Palma su colaboración en la erradicación de esta especie, con objeto de que ésta se produzca antes del 2005. También el Patronato Insular de Espacios Naturales Protegidos de La Palma, en sesión ordinaria celebrada el 13 de marzo de 2002, acuerda instar al Cabildo Insular para que tome las decisiones oportunas para la erradicación del arruí. Además, los planes rectores de uso y gestión del Parque Natural de las Nieves y el plan especial de la Reserva Natural Integral del Pinar de Garafía establecen directrices para su erradicación.

Por otra parte, no podemos obviar que se trata de una especie cinegética y que la Ley de Caza de Canarias tiene por objeto "fomentar, proteger, conservar y aprovechar ordenadamente los recursos cinegéticos, armonizándolos con los diversos intereses afectados y con la preservación y mejora de los hábitats de las diferentes especies objeto de caza". En consecuencia, hasta hace algunos años, la Orden Canaria de Caza venía estableciendo límites anuales en el número de piezas a cobrar. En la actualidad, si bien esta referencia ha desaparecido de su redacción, los cazadores se autolimitan para evitar cazar hembras y juveniles.

Por lo tanto, se plantea una aparente contradicción entre normas, que el Proyecto de Ley de la Biodiversidad de Canarias —cuya andadura parlamentaria se inició en 2004— pretende solucionar mediante una Disposición Adicional que modifica determinados artículos de la Ley de Caza, supeditando la gestión de las especies cinegéticas exóticas invasoras a los planes de control o erradicación elaborados al amparo de la mencionada norma. A todo esto hay que sumar que el Cabildo Insular, como Administración responsable de la gestión cinegética y de los espacios naturales protegidos (salvo el Parque Nacional, cuya gestión es competencia estatal, y en el que la caza deportiva está prohibida), se ha posicionado a favor a la conservación de esta especie. Esta postura es probablemente consecuencia de la fuerte presión de los practicantes de la caza



Folleto de divulgación del control del muflón en las islas Canarias.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Especie	CEAC
Bencomia exstipulata	E
Helianthemum cirae	E
Cheirolophus santos-abreui	E
Lotus pyranthus	E
Echium gentianoides	SAH
Crambe microcarpa	SAH
Cheirolophus arboreus	SAH
Cicer canariensis	V
Echium wildpretii subsp. trichosiphon	V
Lactuca palmensis	DIE

Tabla 1. Especies amenazadas de Canarias que se consideran afectadas negativamente por la presencia de arrui. CEAC: Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias. E: en peligro de extinción; SAH: sensible a la alteración de su hábitat; V: vulnerable; DIE: de interés especial.

mayor que, en La Palma, son alrededor de 500.

En la actualidad, es inminente la transferencia de la gestión de los parques nacionales a la Comunidad Autónoma de Canarias, y se prevé que el papel de los Cabildos Insulares en su gestión será más relevante de lo que ha sido hasta ahora. Por todo ello, que el futuro del arrui en La Palma es, por el momento, una incógnita.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

José Antonio Mateo

Caso 14. Los gatos y los programas de recuperación de los lagartos gigantes canarios (*Gallotia* spp.)

Las islas más occidentales del Archipiélago Canario han sido noticia en las últimas décadas por el descubrimiento de poblaciones de lagartos gigantes que se creían extinguidas para siempre. Primero sería en El Hierro, en 1975. Luego en el noroeste de Tenerife, en 1996. Más tarde en La Gomera, en 1999, y en el sur de Tenerife, en 2003. Y puede que, en breve, alguien descubra los últimos ejemplares de otra especie recién descrita en algún acantilado inaccesible de La Palma.

Se trata, en todos los casos, de saurios que hasta hace unos pocos miles de años eran abundantes en la franja litoral y en las medianías de todas y cada una de las islas enumeradas. Todos ellos coincidían además en sus dietas predominantemente herbívoras, y en sus estrategias demográficas basadas en la gran longevidad de los adultos (que, en ocasiones, podían superar los 60 años), una pequeña inversión en reproducción y una madurez muy tardía.

La llegada del hombre a Canarias tuvo lugar hace unos 2.300 años, y supuso el inicio simultáneo del declive de los grandes lagartos en las cuatro islas occidentales del Archipiélago. El hombre mismo consumió los grandes lagartos y modificó profusamente el

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Los gatos asilvestrados ponen en peligro la conservación del lagarto gigante de la Gomera.

Fuente: Mateo, J. A.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

paisaje, contribuyendo directamente a tal declive. Pero el factor que más parece haber contribuido a la desaparición de los lagartos fué la llegada de depredadores continentales.

No hay duda de que ratas y perros llegaron pronto a las islas Canarias. Sin embargo, las primeras no parecen capaces de consumir sistemáticamente lagartos adultos (recordamos que la estrategia de los lagartos gigantes tiene precisamente su talón de Aquiles en esa clase de edad) y los segundos raramente conforman poblaciones cimarronas en áreas rurales de Canarias (al menos en la actualidad).

El tercer gran depredador introducido es el gato. Algunos han asociado la llegada del felino a la de los colonos europeos (siglo XV); aunque algunas evidencias apuntan a que aborígenes y gatos llegaron a la vez, al menos en algunas islas. En Canarias, los gatos conforman poblaciones de naturaleza y de efectos variados. A la legión de mascotas con dueño reconocido, se unen los núcleos de gatos urbanos sin propietario y sin mantenimiento, los núcleos urbanos o rurales a "media pensión" y, finalmente, las poblaciones de gatos cimarrones que apenas mantienen contacto directo con el hombre. Cada uno de esos tipos presenta una morfología (peso, color, longitud del pelo…), una dieta, una estructura demográfica, y una dificultad de control características y diferenciadas. Todos ellos, sin embargo, contribuyen a hacer más difícil la supervivencia de los lagartos gigantes canarios.

Y es que no sólo se han encontrado pruebas del consumo de individuos de las tres especies de lagartos gigantes amenazados. Además, ha podido comprobarse que la adopción de medidas de control ha conllevado siempre un aumento de la estabilidad de las poblaciones de lagartos y un crecimiento significativo del número de individuos. Por ejemplo, la captura sistemática de gatos mediante trampeo se ha mostrado siempre eficaz (como en poblaciones introducidas del Julan y la Dehesa, en El Hierro), especialmente cuando se ha complementado con programas de esterilización municipal y de concienciación ciudadana (como en la población natural de la Mérica, en La Gomera-). De la misma manera, la construcción de pequeñas vallas para impedir el paso a los felinos (en la población natural de Teno, Tenerife), o la reintroducción en lugares libres de gatos (en el Roque Chico de Salmor, El Hierro) han tenido también efectos positivos y espectaculares. En cambio, el abandono temporal de los programas de control (como los del Julan y la Dehesa) ha dado siempre lugar a caídas importantes y rápidas del número de individuos. Este hecho, además de suponer una prueba más de la importancia de los programas de control de gatos, nos obliga a reflexionar acerca del carácter crónico del problema.

En la actualidad resulta imposible erradicar al gato de las islas Canarias, ya que carecemos de los métodos adecuados y existe, además, una creciente presión social en contra. Además, su desaparición podría dar lugar a efectos insospechados sobre los ya muy alterados ecosistemas canarios. Por eso, es importante tener en cuenta que la decisión de conservar ciertas especies endémicas y muy amenazadas, como los lagartos gigantes canarios, en su medio puede implicar el mantenimiento indefinido de medidas de control de depredadores alóctonos. Los Planes de Recuperación de los lagartos gigantes canarios deben por ello decantarse por acciones eficaces, realistas, asumibles y duraderas, aunque no resulten siempre baratas a corto plazo.

En el caso del lagarto gigante de La Gomera, se ha optado por combinar tres tipos de medidas. En primer lugar, la educación de las personas que viven cerca de las poblaciones de estos animales y la implicación de los colectivos relacionados (Cabildo y Ayuntamientos, propietarios de mascotas, sociedad protectora de animales). En segundo lugar, la protección de las poblaciones naturales (como la de la Mérica) mediante vallas a prueba de depredadores terrestres.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Y, en tercer lugar, la selección de lugares para reintroducción, que estén libres de depredadores alóctonos (gatos, ratas y perros) o en los que, en su defecto, éstos puedan ser excluídos mediante pequeñas vallas.

Muchas de esas medidas podrán llevarse a cabo con fondos del programa LIFE, del que esa especie es beneficiaria en estos momentos. Otras, entre las que se cuentan las labores educativas, las obligaciones municipales de control de animales domésticos o el mantenimiento de las infraestructuras descritas, deberán formar parte de la contribución a largo plazo a la que deberían de acostumbrarse los que cada año diseñan nuestros presupuestos generales.

Referencias

Afonso, O.M.; Mateo, J.A. (2005). "Los Lagartos Gigantes Canarios: conservación creativa de poblaciones mínimas". En: Jiménez, I.; Delibes, M. (eds.), *Al Borde de la Extinción,* EVREN, Valencia.

Mateo, J.A.; Silva, J.L.; Alfonso, O. (2003). "Gatos Asilvestrados y Lagartos Gigantes de Canarias". En Martín Esquivel, J.L. (ed), *Vertebrados Invasores en Islas de España y Portugal,* Gobierno de Canarias, Santa Cruz de Tenerife.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Miguel Delibes

Caso 15. Cuestión de piel: el caso del visón americano

En recuerdo y homenaje a Félix Bueno

En la madrugada del 31 de julio de 2001 alguien abrió las jaulas de los visones americanos (*Mustela vison*) en una granja peletera de la pequeña localidad aragonesa de La Puebla de Valverde (Teruel). Un par de días más tarde, el llamado Frente de Liberación Animal reivindicaba la acción como "la primera granja de visones que se libera en el Estado español", recordando que ese "centro de exterminio" albergaba 20.000 ejemplares, de los que se habían liberado 13.000, y celebrando por ello el final de los "diez años de tortura y sufrimiento que lleva ejerciendo dicha granja". Parecían guiarles, por tanto, las mejores intenciones, por más que en los días sucesivos muchos murieran atropellados o inanes, y otros fueran recapturados. Desde entonces, con las mismas intenciones y parecidos resultados, el Frente u otras personas han reiterado acciones similares en lugares como Galicia (en la madrugada del 15 de octubre de 2006, 15.000 visones fueron liberados simultáneamente de tres granjas, que acabaron destrozadas, en la provincia de A Coruña) y Cataluña (2.000 ejemplares liberados a principios de mayo de 2007 en Ullastret, Girona).

Sin embargo, no es necesaria la intervención de un grupo activista para que los visones americanos criados en granjas con el fin de aprovechar su piel se incorporen a la naturaleza ibérica en calidad de invasores. En Teruel, por ejemplo, ya había visones silvestres en

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

El visón americano puede naturalizarse rapidamente a partir de pocas parejas escapadas o liberadas de granjas.

Fuente: Bonesi, L.

1990. Aquel verano una granja en el pueblo de Sarrión entró en crisis financiera y sus responsables abandonaron el cuidado de los 8.000 animales que albergaba; muchos murieron de hambre y otros devorados por sus propios congéneres, mientras algunos consiguieron escapar; un año más tarde se detectaba la presencia de ejemplares en 90 km del río Mijares. ¿Será, entonces, un asunto de grupos de liberación irresponsables o de empresarios desaprensivos? Tampoco. En 1984 el ciclón Hortensia destrozó numerosas instalaciones en el norte de Galicia, incluyendo varias granjas de visones; muchos escaparon, y desde entonces la especie vive silvestre en la cuenca del río Mero y otras aledañas. Pero tampoco hace falta recurrir a las catástrofes; hasta hace poco, la mayoría de las granjas de visones eran pequeños negocios familiares sin medidas de seguridad, en donde el goteo de animales escapados era casi continuo; así, a base de escapes accidentales de la granja instalada en 1958 en El Espinar (Segovia), primera de su género en España, se formó la población de visones del Sistema Central, aún hoy la más extensa de la Península. Pero lo cierto es que ni siquiera es preciso recurrir a las granjas para explicar la presencia del visón americano en tierras exóticas (para él); a principios del siglo XX, algunos países con tradición peletera (especialmente la antigua URSS) soltaron deliberadamente en su territorio decenas de miles de ejemplares con la esperanza de generar así un nuevo recurso económico.

Accidentales o deliberadas, las sueltas de visones americanos ocurren porque se trata de una especie valiosa, lo que justifica su importación y su cría en cautiverio. Por ese motivo, aún siendo en su origen una especie exclusivamente norteamericana, hoy día está presente en casi toda Eurasia, parte del Cono Sur de Sudamérica y Nueva Zelanda. En España pueden encontrarse visones americanos en todas las Comunidades Autónomas peninsulares menos Andalucía, Murcia y tal vez, por el momento, Asturias, con los núcleos mayores en Castilla y León, Galicia y Cataluña.

Estudios en el este de Europa proporcionaron evidencia de que los visones americanos compiten ventajosamente con los visones europeos (*Mustela lutreola*), a los que desplazan. Siendo el visón europeo uno de los mamíferos carnívoros más amenazados del mundo, allí donde existe se lucha activamente (y sólo con relativo éxito) contra la expansión de su congénere transoceánico. Actualmente en España, al menos en el País Vasco, Navarra, Castilla y León, La Rioja y Cataluña se emplean cuantiosos fondos públicos para tratar de controlar las

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

poblaciones de visón americano. En lugares donde no existe el visón europeo, como el Reino Unido, la mayor preocupación se debe al papel del americano como depredador, que habría llevado, por ejemplo, al borde de la extinción a las ratas de agua británicas (*Arvicola terrestris*). En España faltan estudios de detalle, pero apenas cabe duda de que los visones americanos han tenido con ver con los aparentes declives y extinciones locales de especies endémicas (o casi) como el desmán (*Galemys pyrenaicus*), la rata de agua meridional (*Arvicola sapidus*) y algunos anfibios.

Los visones son semiacuáticos y hace unos años constaté que habían invadido la costa rocosa del sur de Pontevedra. Estudiamos su población y su dieta durante el verano, y llegamos a la conclusión de que los ejemplares allí presentes serían responsables, sólo en el mes de agosto, del consumo de 4.000 peces (especialmente blenios, Familia Blenniidae) y 2.000 cangrejos (sobre todo *Pachygrapsus marmoratus*) por cada kilómetro de línea de costa. Ello sugiere que podrían tener un efecto muy importante en la composición y dinámica de las sensibles comunidades intermareales, al relajar la presión de predación que ejercen los peces sobre mejillones y caracoles.

El caso del visón americano ilustra sobradamente la dificultad de luchar contra las invasiones biológicas en un mundo globalizado y complejo. Como Penélope esperando a Ulises, la sociedad desteje durante la noche (por bienintencionados intereses económicos, emocionales o ideológicos) todo aquello que con mucho esfuerzo había tejido durante el día (protegiendo al visón europeo, al desmán, etc., y trampeando al mustélido invasor).

Referencias

Delibes, M.; Clavero, M.; Prenda, J. et al (2004). "Potential impact of an exotic mammal on rocky intertidal communities of northwestern Spain". *Biol Inv* 6: 213-219.

Dunstone, N. (1993). *The Mink*. Poyser, London.

Palomo, L.J.; Gisbert, J. (2002). *Atlas de los Mamíferos Terrestres de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, SECEM y SECEMU. Madrid.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

(Izda.) Cartel de divulgación sobre control de plantas exóticas en Andalucía.
(Dcha.) Cartel de divulgación sobre control de plantas exóticas en Tenerife.

Fuente: Vilà, M.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Jara Andreu y Montserrat Vilà

Caso 16. Coste de la eliminación de plantas invasoras en España

El impacto de las especies exóticas no sólo queda restringido al medio ambiente: también puede repercutir en la economía, la sociedad y la salud humana. Los costes económicos pueden llegar a ser enormes, ya sea por pérdidas directas en diferentes sectores económicos, como la agricultura o la pesca, o de forma indirecta, asociada a los costes de erradicación o control de estas especies. Por ejemplo, las pérdidas directas ocasionadas por las especies invasoras en EE.UU., sumadas a los costes de su control, alcanzan los 137 billones de dólares anuales.

En el marco del Proyecto Integrado Europeo ALARM ("Assessing LArge-scale Risks to biodiversity with tested Methods"-Evaluando los riesgos a gran escala para la biodiversidad con métodos testados), se están investigando los impactos ecológicos y económicos de varias especies invasoras. En España, hemos contribuido a este objetivo analizando el coste de la gestión de las plantas invasoras, mediante entrevistas y encuestas a responsables de las distintas administraciones públicas relacionadas con la conservación de la biodiversidad y la gestión de espacios protegidos.

Nuestro análisis evidencia que existen un total de 193 plantas exóticas problemáticas, que suponen algún tipo de amenaza para las especies nativas o los ecosistemas donde residen. De éstas, 33 son especies nativas de la España peninsular pero exóticas en Canarias. La mayoría de estas especies se

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

(Arriba) Tareas de eliminación de uña de león (*Carpobrotus* spp.) en Cádiz.

Fuente: Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía.

(Derecha) Control del árbol de la seda *(Gomphocarpus fruticosus).*

Fuente: Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía.

encuentran en espacios protegidos, compitiendo con especies nativas (algunas endémicas), y han sido principalmente introducidas a través de la jardinería, las obras públicas o las plantaciones madereras.

De todas estas especies consideradas problemáticas, se están gestionando 109, en 14 Comunidades Autónomas distintas. Las Comunidades Autónomas donde mayor número de plantas invasoras están siendo gestionadas son Canarias, Andalucía y Cataluña (figura 1). Los taxones gestionados en más Comunidades Autónomas son *Carpobrotus* spp., *Eucalyptus* spp., *Acacia* spp., *Cortaderia selloana* y *Ailanthus altissima.*

La gestión de estas especies ha supuesto un gasto público de aprox. 50,5 millones de euros en los últimos 10 años. Las comunidades que más han invertido son Andalucía (casi 30 millones de euros), Extremadura y Canarias (más de 6 millones de euros en cada una). Este coste ha sido destinado mayoritariamente a la eliminación mecánica y, en menor medida, a la combinación de métodos mecánicos con la aplicación de

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Control mecánico de Hierba de la Pampa *(Cortaderia selloana)* Cádiz.
Fuente: Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía.

herbicidas. Una parte muy pequeña del presupuesto se ha asignado a prevención, educación ambiental y restauración. El seguimiento de las intervenciones indica que, en la mitad de los casos, las actuaciones han sido bastante exitosas, pero tan sólo en un 13% de los casos la especie ha sido eliminada totalmente. En algunos casos (13%), la población no ha disminuido en absoluto o muy poco. Incluso, en 6 casos, la especie ha seguido aumentando a pesar de las medidas de control aplicadas.

No se tiene información precisa sobre gastos anuales, y en muchos casos tampoco se conoce el área controlada o la abundancia local de las especies objeto de programas de control, por lo que no es posible comparar especies en cuanto a costes anuales, costes por ha o costes por unidad de biomasa. En cualquier caso, la especie cuya eliminación ha supuesto un mayor gasto público ha sido *Eucalyptus* spp., en antiguas plantaciones del sur-oeste de España, seguida de *Eichhornia crassipes* en el río Guadiana

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

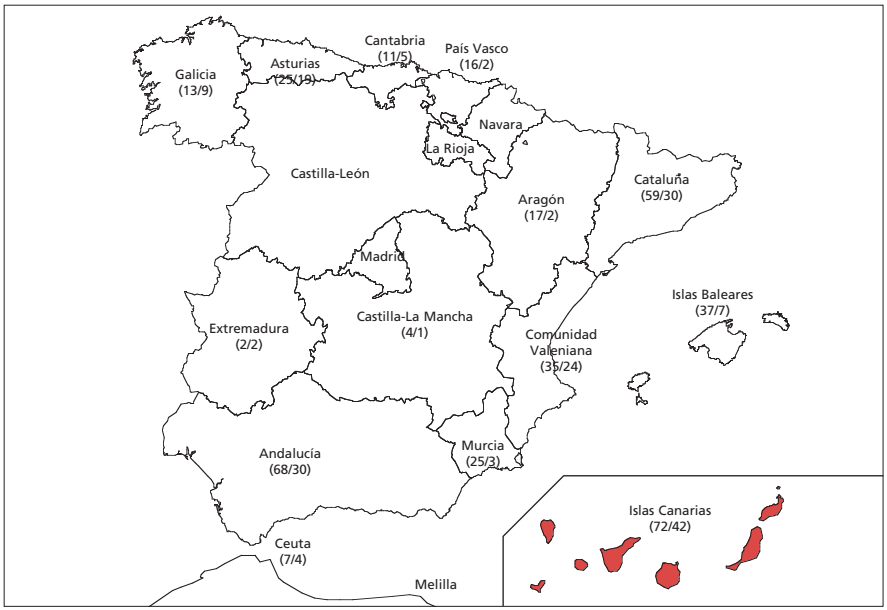


Figura 1. Mapa del número de especies vegetales invasoras consideradas problemáticas y gestionadas por Comunidad Autónoma. La mayor intensidad de color indica mayor número de especies. Las Comunidades en blanco posiblemente no presenten plantas invasoras problemáticas.

Fuente: Andreu, J.

(Extremadura) y *Pennisetum setaceum*, que ha sido gestionado (con poco éxito) principalmente en las islas Canarias.

Nuestros datos indican que, aunque el coste de la gestión de plantas exóticas en espacios naturales españoles es considerable, las medidas actuales son aún insuficientes, hace falta concienciación y hay poca coordinación entre las administraciones. Para garantizar una correcta gestión de las plantas exóticas y prevenir futuras invasiones, también es necesario mejorar los sistemas de prevención (detección precoz, divulgación, educación ambiental, etc.), reforzar la legislación y aplicar normas de conducta como recoger selectivamente los restos vegetales que incluyan especies invasoras o evitar la utilización de especies exóticas en la restauración de las cubiertas vegetales.

Referencias

Andreu, J.; Vilà, M. (2007). "Análisis de la gestión de las plantas invasoreas en España". *Ecosistemas*/octubre 3.

Pimentel, D.; Lach, L.; Zuniga, R.; Morrison, D. (2000). "Environmental and economic costs associated with non-indigenous species in the United States". *BioScience* 50 (1): 53-65.

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

Enlaces recomendados sobre invasiones biológicas

1. Organismos, programas y proyectos

- Grupo Especialista en Invasiones Biológicas (GEIB antes GEI): http://geib.blogspot.com/
- Especies Exóticas Invasoras de la Península Ibérica: http://hidra.udg.es/invasiber/
- Gobierno de Canarias: http://www.gobcan.es/cmayot/medioambiente/biodiversidad/ceplam/vidasilvestre/problema4.html
- Base de datos de especies de fauna exótica en Canarias: http://www.gobcan.es/cmayot/medioambiente/biodiversidad/introducidas/especiesinvasoras.html
- Programa Global para las Especies Invasoras (Global Invasive Species Programme, GISP): http://www.gisp.org/

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

- Grupo Especialista en Especies Invasoras (Invasive Species Specialist Group, ISSG) de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN): http://www.issg.org/

  Desde la página de la UICN también hay un enlace al manual elaborado por la UICN para la prevención de la pérdida de biodiversidad causada por especies invasoras: http://www.iucn.org/themes/ssc/publications/policy/invasivesEng.htm

- Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (Food and Agriculture Organization of the United Nations, FAO): http://www.fao.org/documents/

- Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente (United Nations Environment Programme, UNEP) y World Conservation Monitoring Centre: http://www.unep.org/
  http://www.unep-wcmc.org

  Se encuentran documentos si se inserta "invasive species" en el buscador.

- Global Ballast Water Management Programme (GloBallast) de la Organización Marítima Internacional (Internacional Maritime Organization, *OMI*): http://globallast.imo.org/

- Convención para la Diversidad Biológica (Convention on Biological Diversity, *CBD*), enlace a Especies Exóticas Invasoras: http://www.cbd.int/invasive/default.shtml

- Convención sobre el Comercio Internacional de especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (Convention on Internacional Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora, *CITES*): http://www.cites.org/

- European Community Biodiversity Clearing House Mechanism dentro de la Agencia Europea de Medio Ambiente (European Environmente Agency, *EEA*): http://biodiversity-chm.eea.europa.eu/information/F1059808330

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

- National Invasive Species Information Center (*NISIC*)) del Departamento de Agricultura de Estados Unidos (*USDA*):
  http://www.invasivespeciesinfo.gov/index.shtml

- Proyecto de investigación europeo Assessing Large Scale Risks to Biodiversity with Tested Methods (ALARM):
  http://www.alarmproject.net/alarm/

- The Study of Algal Invasions on European Shores (*ALIENS*):
  http://www.uniovi.es/bos/Aliens/E-aliens.htm

- Hawaiian Ecosystems at Risk project (HEAR):
  http://www.hear.org/

- Global Invasive Species Information Network (GISIN):
  http://www.gisinetwork.org/

- Invasive Species Information Node (NBII):
  http://invasivespecies.nbii.gov/index.html

- Global Invasive Species Team (GIST):
  http://tncweeds.ucdavis.edu/index.html

- Inter-American Biodiversity Information Network (*IABIN*), Invasives Information Network (I3N):
  http://i3n.iabin.net/

- Marine Invasions Research Lab del Smithsonian Environmental Research Center:
  http://www.serc.si.edu/labs/marine_invasions/

- Centre of Excellence for Invasion Biology de Nueva Zelanda:
  http://academic.sun.ac.za/cib/

- Plantas Invasoras en Portugal:
  http://www.uc.pt/invasoras/

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

- North European and Baltic Network on Invasive Alien Species (NOBANIS): http://www.nobanis.org/default.asp

- Working for Water Programme del gobierno de Sudáfrica: http://www.dwaf.gov.za/wfw/

- Departamento de pesca y caza del gobierno de California: http://www.dfg.ca.gov/invasives/

- California Invasive Plant Council: http://www.cal-ipc.org/ http://www.europe-aliens.org/

- Gobierno de Australia: http://www.environment.gov.au/biodiversity/invasive/index.html#ausbiosec Página que además da otros enlaces nacionales e internacionales.

2. Bases de datos

- Base de datos europea Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe (DAISIE): http://www.europe-aliens.org/)

- Nonindigenous Aquatic Species: http://nas.er.usgs.gov/

- Servicio Europeo de Información sobre Especies Invasoras (Regional Biological Invasions Centre, RBIC): http://www.zin.ru/rbic/

- Atlas de especies invasoras en el Mediterráneo: http://www.ciesm.org/online/atlas/index.htm

- Base de datos de especies invasoras (Nonindigenous Species Database, *NISbase*): http://www.nisbase.org/nisbase/index.jsp

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

- Base de datos sobre especies acuáticas invasoras (Database on Introductions of Aquatic Species, *DIAS*):
  http://www.fao.org/fi/website/FIRetrieveAction.do?dom=collection&xml=dias.xml

- Baltic Sea Alien Species Database:
  http://www.corpi.ku.lt/nemo/mainnemo.html

- Base de datos de plantas invasoras en Sudáfrica:
  http://www.agis.agric.za/wip/
- Catálogo del Invasive Plant Council de California:
  http://www.cal-ipc.org/links/org.php

- Listado de herbáceas consideradas como invasoras en Nueva Zelanda:
  http://www.mfe.govt.nz/publications/ser/ser1997/html/tables/table9.4.html
  No explica nada más, sólo listado.

3. Publicaciones y foros especializados

- Revista europea sobre invasiones acuáticas:
  http://www.aquaticinvasions.ru/

- Enlace a publicaciones sobre invasiones:
  http://fred.csir.co.za/plants/global/continen/africa/safrica/bigpic/lit/dlmlit.htm

- Publicaciones sobre invasoras en Southern African Botanical Diversity Network (SABONET):
  http://www.sabonet.org.za/aliens/aliens_intro.htm

- Revista Biological Invasions
  http://www.springerlink.com/content/103794/

- Acceso al foro sobre invasoras de la Red Iris:
  http://www.rediris.es/list/info/invasoras.es.html

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

Copia gratuita. Personal free copy http://libros.csic.es

COLECCIÓN **DIVULGACIÓN**

Invasiones biológicas

Premeditado o involuntario, el transporte e introducción de especies biológicas fuera de su área nativa es tan antiguo como la propia humanidad. El rápido aumento en el tránsito de personas y mercancías ligado a la creciente globalización ha multiplicado, sin embargo, la escala espacial de las introducciones, y el número de organismos que se transportan de una región a otra.

Muchas de estas especies exóticas tienen la capacidad de alterar seriamente el funcionamiento de los nuevos ecosistemas en los que son introducidas, causando grandes daños no sólo ecológicos sino también económicos: plagas que reducen la producción agrícola, plantas cuyo polen es alergógeno, plantas y animales que dañan infraestructuras o afectan a nuestros alimentos.

Además, el cambio climático facilita la expansión de especies exóticas de zonas cálidas, mientras que el aumento de las perturbaciones de origen humano favorece a las especies oportunistas y de rápido crecimiento.

En este libro se repasan ideas de biología y ecología que permiten comprender las invasiones biológicas, qué las hace posible y cuáles son sus efectos sobre los ecosistemas receptores. Se incluyen también nociones sobre el control y la gestión de las invasiones, y numerosos casos concretos.

El equipo que ha colaborado en esta obra, un total de 52 autores, desea aportar una visión integradora sobre las invasiones biológicas que sirva para informar y concienciar a toda la sociedad de que estamos frente a un grave problema.

© CSIC © del autor o autores / Todos los derechos reservados

GOBIERNO DE ESPAÑA
MINISTERIO DE CIENCIA E INNOVACIÓN
CSIC

ISBN: 978-84-00-08663-3

M. VILÀ, F. VALLADARES, A. TRAVESET, L. SANTAMARÍA y P. CASTRO • Invasiones biológicas

CSIC